Pr 260 C2 2e ex.

ISBN 2-85653-135-0

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série B, Botanique,

TOME 31

Odile PONCY

LE GENRE *INGA* (LÉGUMINEUSES, *MIMOSOIDEAE*) EN GUYANE FRANÇAISE

SYSTÉMATIQUE, MORPHOLOGIE DES FORMES JUVÉNILES, ÉCOLOGIE

« STUDIES ON THE FLORA OF THE GUIANAS », N° 13

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V°)

1985

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62 Y

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895. Depuis 1979, divisé en 3 sections : A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie). 4 livraisons par an.

Les grands Naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1935. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A (Zoologie) ; B (Botanique) ; C (Sciences de la Terre) ; D (Sciences physico-chimiques).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

© *Éditions du Muséum national d'Histoire naturelle*, 1985

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série B. Botanique, Tome 31

LE GENRE *INGA* (LÉGUMINEUSES, *MIMOSOIDEAE*) EN GUYANE FRANÇAISE

SYSTÉMATIOUE, MORPHOLOGIE DES FORMES JUVÉNILES, ÉCOLOGIE « STUDIES ON THE FLORA OF THE GUIANAS », n° 13

par

Odile PONCY *

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS. 5

ABSTRACT 6

INTRODUCTION. 7

I. Place du genre *Inga* dans la sous-famille des *Mimosoideae* 7
a) Historique. 7
b) La tribu des *Ingeae* 8

2. Sytématique du genre *Inga* 8

Chapitre I. — MORPHOLOGIE. REMARQUES BIOGÉOGRAPHIQUES ET PHYLOGÉNIQUES. 11

I. Morphologie. 11
I. Appareil végétatif 11
a. Architecture et croissance 11
b. Tronc et rhytidome 12
c. Feuilles. 12
2. Inflorescences et fleurs 13
a. Inflorescences. 13
b. Fleurs. 15
3. Fruits et graines 15
a. Fruits. 15
b. Graines 17
4. Plantules et jeunes plants 17
a. Plantule. 17
b. Jeune plant 17
1) Tige. 17
2) Feuilles. 18
3) Jeunes pousses 19
4) Système racinaire 21

II. Remarques sur la phylogénie 21
1. Introduction. 21
2. Relations phylétiques des *Inga* avec les autres genres de la tribu des *Ingeae* 21
3. Relations phylétiques entre les espèces du genre *Inga* 22

* Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris

Source : MNHN, Paris

III. Remarques sur la biogéographie 23
A. Distribution géographique des espèces guyanaises de *Inga* 23
1. Les espèces endémiques de Guyane et des régions limitrophes 23
2. Les espèces guyano-amazoniennes 23
3. Les espèces à très large répartition 24
B. Affinités floristiques des *Inga* guyanais 25
C. Hypothèse sur le centre d'origine et de diversification du genre 26

Chapitre II. TRAITEMENT SYSTÉMATIQUE DES ESPÈCES GUYANAISES DU GENRE *INGA* 29

Remarques préliminaires 29

Sect. ***Bourgonia*** Benth. 30
Inga alata R. Ben. 30
I. alba (Sw.) Willd. 30
I. auristellae Harms 33
I. bourgoni (Aubl.) DC. 33
I. marginata Willd. 34
I. pezizifera Benth. 35

Sect. ***Leptinga*** Macbr. 36
I. cinnamomea Benth. 36
I. fanchoniana Poncy 37
I. heterophylla Willd. 37
I. huberi Ducke 38
I. lateriflora Miq. 40
I. paraensis Ducke 40
I. sertulifera DC. 41
I. umbellifera (Vahl) Steud ex DC. 42
I. virgultosa (Vahl) Desv. 43

Sect. ***Pseudinga*** Benth. 43
Ser. *Glabriflorae* Benth. 43
I. capitata Desv. 43
I. stipularis DC. 44
Ser. *Gymnopodae* Benth. 45
I. acreana Harms 46
I. acrocephala St. 46
I. leiocalycina Benth. 47
I. melinonis Sag. 48
I. nobilis Willd. 48
I. ricardorum Bern. & Spichiger 51
I. thibaudiana DC. 51
Ser. *Pilosulae* León 53
I. pilosula (Rich.) Macbr. 53
I. splendens Willd. 54
Ser. *Dysanthae* Benth. 56
I. cayennensis Sag. ex Benth. 56
Ser. *Longiflorae* Benth. 57
I. tubaeformis R. Ben. 57
I. speciosa Spr. ex Benth. var. *lomatophylla* Benth. 57
Ser. *Leptanthae* Benth. 59
I. disticha Benth. 59

Sect. ***Euinga*** Benth. 60
Ser. *Tetragonae* Pitt. 60
I. bracteosa Benth. 60
I. nuda Benth. 61
I. rubiginosa (Rich.) DC. 62

Source : MNHN, Paris

Ser. *Sulcatae* Pitt. 64
I. edulis (Vell.) Mart. 64
I. ingoides (Rich.) Willd. 65
I. meissneriana Miq. 67
Clé des espèces d'après les caractères des fruits 67
Clé pour les formes juvéniles de 22 espèces 69
Chapitre III. — LA CROISSANCE DU JEUNE PLANT 71
Introduction 71
I. L'axe primaire orthotrope. Modalités d'acquisition de la plagiotropie 71
A. Description 72
1. *I. edulis* et les espèces à croissance continue 72
2. *I. fagifolia* et les espèces à croissance rythmique 74
3. Autres espèces 76
B. Discussion 76
a. Acquisition de la phyllotaxie distique et de l'inclinaison plagiotrope 76
b. Déterminisme de la différenciation plagiotrope 77
II. Ramification de l'axe primaire : étude des plantes en serre 79
A. Le jeune plant : axes latéraux précoces et ramification plagiotrope séquentielle 79
1. Description 79
2. Discussion 79
B. Description comparée de la séquence de développement chez deux espèces 80
1. *I. edulis* 80
2. *I. fagifolia* 84
3. Discussion 86
a) Degré de différenciation et réversibilité 86
b) Mise en place du relais du tronc 86
c) Croissance rythmique 86
III. La ramification : quelques exemples d'*Inga* juvéniles étudiés sur le terrain 88
1. Présentation de quelques exemples 88
— en sous-bois de forêt dense 88
— en milieu ouvert 89
2. Discussion 89
Conclusions 93
Chapitre IV. — BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DU GENRE *INGA* EN GUYANE FRANÇAISE 97
Introduction 97
I. Amplitude écologique des espèces guyanaises de *Inga* ; importance du genre dans l'écosystème guyanais 97
A. Les *Inga* forestiers 99
1. La forêt primaire de l'Arataye 99
2. La forêt secondaire de Cabassou 100
3. La forêt de la piste de St-Elie 100
4. Autres localités forestières 101
B. Les *Inga* non forestiers 101
1. Les *Inga* de la végétation secondaire rudérale 101
2. Les *Inga* ripicoles 103
3. Présence du genre *Inga* dans quelques biotopes naturels en région côtière 103
C. Discussion, conclusions 104
II. La régénération naturelle des *Inga* et leur rôle dans le recrû forestier 105
A. Remarques sur la phénologie et la biologie florale 105
B. Biologie de la dissémination des graines et de la germination 106
1. La dissémination zoochore 106

Source : MNHN, Paris

2. La germination 107
a) Délai et taux de germination 107
b) Viabilité des graines 108
c) Causes de la perte du pouvoir germinatif 108
d) Autres remarques 108
C. Le développement du jeune plant 110
1. Structure du peuplement d'*Inga* en forêt 110
2. Les *Inga* pionniers dans les zones défrichées 110
D. Discussion : implantation des *Inga* en forêt et importance des *Inga* pionniers 110
1. Adaptation aux conditions sciaphiles 111
2. Le comportement pionnier 111
III. Devenir des *Inga* en forêt : leur place dans la sylvigenèse 112
Conclusions 115
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES 117
BIBLIOGRAPHIE 121

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

Le présent travail s'intègre dans l'étude floristique et écologique de la forêt guyanaise, telle qu'elle est effectuée depuis de nombreuses années par les botanistes du Muséum et ceux de l'ORSTOM ; ces derniers, et notamment J. P. LESCURE, m'ont montré l'intérêt de l'étude du genre *Inga*, lors de mon premier séjour en Guyane française, dans le cadre du stage annuel des étudiants de l'Université de Montpellier, dirigé par F. HALLÉ.

Ce travail, pour sa plus grande part, a fait l'objet d'une thèse de 3e cycle, soutenue à l'université P. et M. Curie (Paris) en mai 1981. Je remercie F. HALLÉ d'avoir orienté mes recherches et de m'avoir encouragée tout au long de la réalisation de cette thèse.

Au Laboratoire de Phanérogamie, grâce à l'accueil de M. LEROY, j'ai pu bénéficier de l'aide matérielle nécessaire à la réalisation de ce travail. Mlle A. LOURTEIG n'a pas ménagé sont temps pour m'initier à l'étude des spécimens d'herbier.

Par la suite, l'étude des plantes vivantes a été effectuée dans les serres du Muséum ou J. SEMBLAT m'a accueillie et conseillée, et dans celle du Laboratoire de Phanérogamie à Brunoy, que M. LEROY et Mme MAURY m'ont encouragée à utiliser.

Je tiens à remercier tous ceux qui m'ont aidée à me procurer des fruits et des graines, ainsi que G. CREMERS qui a suivi pour moi le développement des plants cultivés à Cayenne.

Grâce aux membres de l'équipe pluridisciplinaire « Arataye » du Muséum, qui m'ont accueillie parmi eux, j'ai pu, au cours de 3 missions en forêt guyanaise, réunir les données de terrain présentées dans ce travail. Lors de ces séjours, j'ai aussi bénéficié des conseils et des encouragements des botanistes de l'ORSTOM, et de P. CHARLES-DOMINIQUE et son équipe.

C'est à Mme S. JOVET-AST que je dois la publication de ce travail sous sa forme actuelle ; ses conseils m'ont été précieux.

Enfin j'adresse mes remerciements chaleureux à ceux qui ont collaboré à la mise au point de ce travail : J. RAMEAU pour la dactylographie, F. PILARD et G. CHYPRE pour la réalisation d'une partie des dessins, D. SERRETTE pour les tirages des photographies et des planches.

Source : MNHN, Paris

ABSTRACT

The present study of the genus *Inga* from French Guyana deals with the following points :

1. The strong morphological cohesion of the genus, already mentioned by some authors, is emphazised by the following new features :

— the indehiscent pod ;

— the pulpous seedcoat (*sarcotesta*) which is the edible part of the fruit, confers to the seed a constant structure, not found in other mimosoid genera ;

— the embryo and seedling morphology, and specially the semi-hypogeal germination and the undifferentiated initial growth stage which provides interesting generic features (opposite unijugate leaves ; similar stipules and glands, ...) ;

— the vegetative architecture : in all analysed species, the growth conforms to Troll's Model.

The morphological analysis of the Guianese species thus shows new characters, but none of them can be useful to discuss Bentham's classification, based principally on floral characters.

2. *Inga* shows primitive features, but others — seed structure and once pinnate leaves ; plagiotropic differentiation of Troll's model with true distichy ; high level of complexity of the foliar nectaries, ... — suggest that it represents in the tribe *Ingeae* a specialized lineage, successfully adaptated to the tropical rain forest, as attested by the important number of species.

3. The biogeographical data until now gathered are still too partial, but suggest that *Inga* diversification is recent, at least posterior to the isolation of South America in the Early Cenozoic, and that it occurred probably when the sediments of the Amazonian lowlands were laid during the Late Cenozoic.

4. The initial undifferentiated phase corresponds to orthotropic growth with spirally arranged leaves. Plagiotropic differentiation, analysed at the first stages, appears to be correlated with change of the apical activity of the primary axis and, for some species, with the occuring of rhythmic growth. Both features of plagiotropy (distichy and axis bending) ocur independently ; the first seems to be an endogenous determined pattern, but the second could be largely submitted to ecological conditions.

5. The ecological analysis of the Guianese *Inga* shows that only one half of all species are riparian, and mainly that species diversity in high primary forest is very important : about 20 species (out of 37) inhabit it.

Other field observations deal with different stages of *Inga* natural recruitment cycle, the general features of which are described : the edible *sarcotesta* plays both functions of a seedcoat protecting the embryo against dessication, and of an aril attracting tree-dwelling animals which are the spreading agents ; the embryo has a very short life-span and germinates immediately ; the initial growth stage, occurring in underwood shade, is slow and sometimes stops during variable lapses of time ; it seems therefore to possess the dormancy ability of which the seed is devoid. At later stages, the growth of different species depends on their own adaptability to light conditions. Some appear to put up with underwood shade as well as full light in a large chablis, beeing able to adapt their growing habit to the available energy. Saplings of some species, when strong light intensity suddenly occurs, become efficient pioneers in the recruitment of a perturbated parcel. Such a strategy demonstrates the high adaptative ability of Troll's architectural model.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION : GÉNÉRALITÉS ET HISTORIQUE

Le genre *Inga* (*Leguminosae-Mimosoideae*, tribu des *Ingeae*), absent de l'Ancien Monde, vit en Amérique tropicale et subtropicale entre 25° N (Mexique) et 34° S (Uruguay, Argentine)). Il est représenté dans tous les pays d'Amérique latine, excepté au Chili, et compte 150 à 200 espèces (il s'agit d'une estimation personnelle : BENTHAM, suivi par d'autres auteurs, en comptait environ 140 ; ELIAS (1974), suivi par NIELSEN (1981), évalue le nombre d'espèces à 350-400).

Contrairement aux genres voisins, plus diversifiés, les *Inga* semblent confinés, d'une extrémité à l'autre de leur aire, aux habitats méso- ou hygrophiles, et ils sont probablement absents des zones où le climat présente une importante saison sèche.

La plupart des espèces habitent la forêt dense humide. Quelques espèces atteignent des altitudes de 1000 à 2000 m, aux Antilles (*I. martinicensis*), au pied des Andes (*I. feuillei, I. oerstediana*), en Amérique Centrale (*I. hintoni, I. densiflora, I. mortoniana*...).

La flore de Guyane française compte au moins 37 espèces d'*Inga*, parmi lesquelles beaucoup sont forestières et ont, souvent, un comportement pionnier qui leur confère un rôle important dans les premiers stades de succession sylvigénétique. Les autres sont abondantes dans la végétation ripicole, et dans la végétation rudérale, surtout sur sol hydromorphe.

De nombreuses espèces sont protégées ou cultivées dans les limites de leur aire naturelle, comme ombrage dans les plantations de café ou de cacao, ou pour la cueillette des fruits dont les graines sont comestibles. Un petit nombre d'espèces ont été acclimatées hors des limites de répartition du genre : *I. feuillei* (Californie, Polynésie, Sicile), *I. edulis* (Polynésie, Afrique).

1. PLACE DU GENRE *INGA* DANS LA SOUS-FAMILLE DES *MIMOSOIDEAE*.

a) Historique

La première description de ces arbres par MARCGRAVIUS remonte à 1638 et emprunte aux Indiens Tupi le nom de « Inga » (d'après LEÓN, 1966) ; PLUMIER a repris ce nom en 1703. LINNÉ avait, dès 1735, séparé *Mimosa* (étamines libres et peu nombreuses) de « *Feuilleea* » (étamines monadelphes en nombre indéfini). Cependant, en 1737 et 1753, il inclut les *Inga* dans le genre *Mimosa*. MILLER le premier, en 1754, leur conféra un rang générique et fut suivi en 1777 par SCOPOLI, tandis que AUBLET (1775) attribuait au genre *Mimosa* la « cassie bourgoni » (= *Inga bourgoni*) de Guyane.

WILLDENOW (1806) eut une conception très large du genre *Inga*, dans lequel il incluait des espèces actuellement rattachées à des genres voisins (*Pithecellobium, Calliandra* et même *Acacia*). Par la suite, KUNTH (1923) et de CANDOLLE (1825) ont amélioré la connaissance de ce groupe en décrivant de nouveaux taxons. Mais c'est à BENTHAM que l'on doit la première conception moderne du groupe des « *Mimoseae* », encore actuellement en vigueur dans ses grandes lignes. C'est lui qui proposa (1845) la première diagnose précise du genre en limitant celui-ci à des espèces à feuilles uni-pennées ; il le plaça d'abord dans la tribu des *Acaciae* avant de décrire (en 1875) la tribu des *Ingeae*.

Source : MNHN, Paris

b) La tribu des *Ingeae* (BENTHAM, 1875)

L'auteur la distingue des 5 autres tribus des *Mimosoideae* par des caractères floraux (« fleurs à étamines très nombreuses ») et séminaux (« graines dépourvues d'albumen ») ; elle comprend 9 genres exclusivement tropicaux : *Albizia, Affonsea, Archidendron, Calliandra, Enterolobium, Inga, Lysiloma, Pithecellobium, Samanea, Serianthes*. Le genre *Inga* est remarquable par ses feuilles uni-pennées, caractère qu'il partage seulement, parmi les *Mimosoideae*, avec le petit genre brésilien *Affonsea* et avec quelques espèces du genre *Cojoba* Britton & Rose. L'originalité et l'homogénéité du genre *Inga*, ainsi défini grâce à ses caractères foliaires, n'ont pas été remises en question depuis BENTHAM. Les caractères des fruits et surtout des graines, dont l'importance sera détaillée dans ce travail, ne peuvent que confirmer cette conception.

Il n'en n'est pas de même pour les autres genres. Les *Ingeae* de l'Ancien Monde, étudiées notamment par KOSTERMANS (1954), MOHLENBROCK (1963), font encore l'objet de remaniements importants grâce aux travaux récents (1979, 1980, 1983-84) de NIELSEN, qui prennent largement en compte les caractéres séminaux. Les *Ingeae* néotropicales n'ont pas subi de révision critique globale. Les différents traitements des *Ingeae* dans les flores locales (DUCKE, 1925, 1933 ; KLEINHOONTE, 1940 ; MACBRIDE, 1943 ; WOODSON & SCHERY, 1950...) reprennent souvent les grandes lignes de la classification de BENTHAM. Les travaux de BRITTON & ROSE (1928) conduisent à un important morcellement des genres : mais, exception faite peut-être du genre *Cojoba* (= *Pithecellobium*, sect. *Samanea p. p.*), ce remaniement paraît spéculatif et ne contribue pas à la meilleure compréhension du groupe. NIELSEN (1981), qui a résumé les conceptions des différents auteurs sous forme d'un tableau (*l.c.* : 174-176), estime que les seuls genres « universally accepted » sont : *Albizia, Calliandra, Cedrelinga, Enterolobium, Inga, Lysiloma, Serianthes, Wallaceodendron* » ; et il ajoute : « opposed to this, *Pithecellobium* is the most used name for the residue »...

2. SYSTÉMATIQUE DU GENRE *INGA*.

La première classification des espéces, proposée par BENTHAM (1875), est encore aujourd'hui la seule qui considére le genre dans son ensemble. BENTHAM a divisé *Inga* en 5 sections, essentiellement d'après les caractères des fleurs et des inflorescences (tabl. I). L'une de ces sections, *Pseudinga*, se répartit elle-même en plusieurs séries fondées sur les caractères du rachis foliaire (ailé ou non) et des fleurs (dimensions, pilosité).

Les auteurs qui ont traité du genre depuis BENTHAM l'ont fait de façon fragmentaire, souvent à l'occasion de la préparation de flores locales ; ils ont conservé le systéme de BENTHAM tel quel, ou légèrement modifié (PITTIER, 1916, 1929). Le système de regroupements infragénériques proposé par BRITTON & KILLIP (1936) est fondé sur un nombre excessif d'espèces, dont la validité paraît souvent douteuse. Le travail de LEÓN (1966), bien qu'il concerne seulement les espèces d'Amérique Centrale et des Antilles, constitue la première révision critique sérieuse de la systématique du genre.

Le tableau I résume les modifications proposées, notamment par PITTIER (1916) qui, d'aprés la forme du fruit, sépare *Euinga* en deux séries, et surtout par LEÓN (1966) : celui-ci rassemble *Pseudinga* et *Euinga* dans une grande section *Inga*, divisée en 13 séries dont certaines correspondent à celles de BENTHAM. Cependant, comme les auteurs précédents, LEÓN utilise surtout les caractéres floraux, la morphologie du fruit n'étant prise en compte que pour les séries *Tetrogonae* et *Inga*.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU I - SYSTEMATIQUE DU GENRE INGA

BENTHAM (1875)		Auteurs divers	LEON (1966)			Espèces guyanaises
Fleurs en capitule	*Diadema*	MACBRIDE, 1943 :				
Fleurs en ombelle	*Leptinga*	inflorescences cespiteuses *Leptinga*			*Leptinga*	*cinnamomea, heterophylla, fanchontana huberi, lateriflora, paraensis, sertulifera, umbellifera, virgultosa*
Fleurs en épi * glabres & petites calice 1 mm	*Bourgonia*				*Bourgonia*	*alata, alba, auristellae, bourgoni, marginata, pezizifera*
* plus grandes Fruit plat	*Pseudinga*				*Inga*	
- corolle glabre	*Glabriflorae*					*capitata, stipularis*
- pétiole nu fleurs petites bractées caduques	*Gymnopodae*		(fleurs tomenteuses calice et corolle tubuleux)	feuilles 4 juguées	*Multijugae*	*thibaudiana*
				feuilles 2 juguées	*Punctatae*	*acreana, acrocephala, melinonis, nobilis, ricardorum*
						reticalycina
- pétiole ailé fleurs petites	*Pilosiusculae*		feuilles 2-4 juguées cor. 12 mm; cal. irrégulier		*Pilosulae*	*pilosula, splendens*
			feuilles 4-5 juguées cor. 10 mm; cal. régulier		*Densiflorae*	
- fleurs id. § *Euinga* poils hirsutes	*Dysanthae*		inflorescences lâches corolle 15 mm calice campanulé 15 mm		*Dysanthae*	*cayennensis*
- pétiole ailé fleurs grandes	*Longiflorae*					*tubaeformis, speciosa*
- pétiole ailé fleurs petites bractées persistantes	*Leptanthae*		pl. glabre, rachis non ailé glandes sessiles calice irrégulier		*Acuminatae*	
			pl. pubescente, rachis ailé glandes stipitées calice régulier		*Leptanthae*	*disticha*
- "hirsutissimes" bractées caduques glandes stipitées	*Vulpinae*		glandes stipitées		*Vulpinae*	
			calice campanulé 5 mm corolle 15 mm		*Calocephalae*	
- feuilles et fleurs grandes ; bractées persistantes	*Calocephalae*		calice tubuleux fruit 30 cm		*Spectabiles*	
			calice campanulé 8-12 mm		*Goldmanianae*	
Fruit 4-gône ou cylindrique sillonné	*Euinga*	PITTIER, 1916 : - fruit 4 gône *Tetragonae* - fruit sillonné *Sulcatae*			*Tetragonae*	*rubiginosa, nuda, bracteosa*
					Inga	*edulis, ingoides, meissneriana*

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

MORPHOLOGIE, REMARQUES BIOGÉOGRAPHIQUES ET PHYLOGÉNIQUES

I. MORPHOLOGIE

La description du genre proposée ici a été établie à partir de l'étude des espèces guyanaises. Aux caractères morphologiques de la plante adulte, dégagés par l'analyse des spécimens d'herbier provenant de Guyane française et par des observations de terrain, on ajoutera la description des caractères juvéniles, observés *in vivo* (en serre et sur le terrain) chez une vingtaine d'espèces à partir de la germination.

1. Appareil végétatif.

Le genre comprend uniquement des arbustes ou des arbres, généralement de moyenne grandeur ; néanmoins quelques espèces sont de grands arbres forestiers. Plusieurs espèces qui deviennent de grands arbres commencent à être fertiles dès le stade arbustif, lorsqu'ils atteignent 4-5 m de hauteur.

a) Architecture et croissance.

L'observation sur le terrain des *Inga* de plus de 20 espèces montre qu'ils présentent tous la même architecture végétative qui correspond, selon la terminologie adoptée par HALLÉ & OLDEMAN (1970), au « modèle de Troll », dont la définition est la suivante (HALLÉ, OLDEMAN & TOMLINSON, 1978) : « axes tous plagiotropes, l'architecture étant construite par leur superposition continue. Les axes principaux contribuent pour partie au tronc, et pour partie aux branches ; la partie proximale se dresse le plus souvent secondairement, aprés la chute des feuilles. La partie distale est alors une branche, avec ou sans croissance déterminée, portant des axes latéraux qui souvent ne forment pas de portion basale dressée ». Selon les espèces et surtout selon les conditions écologiques, cela se traduit soit par un port « en touffe », l'arbre étant formé de troncs multiples dès sa base, soit par la présence d'un tronc unique, portant une couronne large, et étalée. Les nombreuses espèces ripicoles réalisent particulièrement bien ce port, avec leurs nombreuses branches plagiotropes retombantes (pl. III, 3, 4).

La croissance végétative est continue chez la plupart des espèces étudiées ; mais quelques-unes (*I. fagifolia, I. sertulifera, I. cinnamomea*,...) présentent une croissance rythmique : phases de croissance et phases de repos alternent, mais aucun « marqueur » morphologique (écailles, différences de longueur des entrenœuds...) ne permet, sur les rameaux anciens, de repérer les unités de croissance. Les modalités de la croissance rythmique sont exposées au chapitre III.

Source : MNHN, Paris

b) **Tronc et rhytidome.**

Tronc irrégulier, subcylindrique ou à méplats. Les plus gros arbres (∅ ≥ 40 cm) ont parfois des contreforts massifs, arrondis, jusqu'à 60-80 cm de hauteur. Rhytidome mince, couvert de lenticelles plus ou moins serrées, petites, saillantes, donnant souvent au tronc un aspect rugueux et finement strié transversalement. La couleur varie de blanc à brunâtre selon les espèces, ou rouge chez plusieurs espèces de la sect. *Bourgonia*. Les rameaux (parfois même les rachis foliaires) sont également pourvus de lenticelles ; ils sont glabres ou finement tomenteux, ou encore chez quelques espèces (*I. cayennensis, I. tubaeformis*) couverts de poils denses hirsutes.

c) **Feuilles** (Pl. 1, 11 ; fig. 7 à 13).

Toujours unipennées et paripennées.

— *Stipules* : jamais spinescentes, le plus souvent réduites, linéaires, parfois falciformes, rarement larges et foliacées (*I. stipularis*), parfois persistantes.

— *Folioles* : selon les espèces leur nombre varie de 2-5 (6-8) paires ; elles sont généralement elliptiques et acuminées, à bord droit ; le limbe, tomenteux ou glabre, plus rarement pubescent, a des nervures tertiaires (la nervure 1 est le rachis, voir ci-dessous) à base souvent décurrente le long de la nervure secondaire et à extrémité longuement prolongée le long du bord du limbe (nervation « camptodrome », von ETTINGSHAUSEN 1861, *in* MOUTON 1970) ; la base des folioles est plus ou moins asymétrique.

— *Pétiole et rachis* :

Remarques sur la terminologie employée :

— « *rachis* » est la nervure principale à partir du point d'insertion de la première paire de folioles ; dans les descriptions qui vont suivre, il est donc dissocié du *pétiole*. Il se compose, dans les feuilles possédant plus de 2 paires de folioles, de plusieurs « *segments interfoliolaires* » ;

— on utilisera les termes suivants pour décrire le pétiole et le rachis : « *ailé* », lorsque ces organes portent une expansion latérale foliacée ± large mais nette et pourvue d'une nervation visible ; « *marginé* », lorsqu'ils sont aplatis ou légèrement élargis latéralement ; « *nu* », lorsqu'ils sont dépourvus de toute expansion latérale, conservant une section cylindrique.

Pétiole le plus souvent nu à marginé, même lorsque le rachis qui lui fait suite est ailé (ceci pour les feuilles de l'adulte : pour les stades jeunes, v. p. 18). Rachis ailé ou non suivant les espèces ; souvent simplement marginé, au moins dans la portion distale de chaque segment interfoliolaire ; rarement nu (cf. fig. 2, p. 18).

— *Glandes foliaires* : situées sur le rachis au point d'insertion de chaque paire de folioles (excepté chez *I. cayennensis, I. fanchoniana* où certaines glandes manquent) ; jamais de glande pétiolaire. La forme et la taille des glandes constituent des caractères utiles pour l'identification, surtout si l'on observe les feuilles juvéniles (cf. fig. 2). Elles ont la forme d'une coupe de (0,5) 1-2 (3) mm de diamètre, plus ou moins profonde, à contour généralement circulaire, ou elliptique, triangulaire, réniforme ; sessile, parfois stipitée. Sur les feuilles juvéniles, la plage centrale, qui correspond à la zone sécrétrice, est souvent spectaculaire, de couleur blanc brillant, vert ou rouge.

L'anatomie des glandes reste très peu connue ; les premiers résultats de leur étude, chez *I. edulis* (LEROUX, 1980) montrent qu'il s'agit de structures complexes ; leur fort degré de spécialisation est révélé par une zonation nette, et par le développement important de la vascularisation glandulaire (présence de nombreuses trainées phloémiennes).

L'activité sécrétrice des glandes, importante pendant les stades foliaires juvéniles, diminue progressivement et

Source : MNHN, Paris

disparaît lorsque la feuille est âgée. La sécrétion est fluide, transparente, de saveur sucrée : l'analyse des sucres, effectuée par chromatographie à partir d'échantillons prélevés sur les jeunes plants de plusieurs espèces en serre, révèle la présence constante de 3 sucres : glucose (formes *a* et *b*), fructose, saccharose (Laboratoire de Chimie Appliquée du M.N.H.N. : B. Bodo, comm. pers., 1980).

Outre les glandes foliaires, on observe souvent des poils secréteurs le long du rachis des jeunes feuilles.

L'attrait que présentent ces sécrétions pour de nombreuses espèces de fourmis, observé facilement sur le terrain, montre l'importance de la myrmécophilie chez les *Inga*, qui cependant ne possèdent pas de « structures d'accueil » spécialisées.

2. Inflorescences et fleurs (fig. 1 et 7 à 13 ; Pl. I, 1)

a) Inflorescences.

Chez toutes les espèces, l'inflorescence est une grappe simple ; le pédoncule, de longueur variable (1-10 cm), est prolongé par le rachis portant les fleurs. Chez quelques espèces (*I. cayennensis, I. disticha*, etc.), les fleurs, espacées, forment un épi lâche ; mais le plus souvent, très serrées, elles composent un épi contracté (notamment dans la sect. *Bourgonia* où elles forment un manchon cylindrique) ; enfin, le rachis pouvant se réduire à un réceptacle terminal arrondi, l'inflorescence est alors cespiteuse (sect. *Leptinga* Macbr.). La floraison est acropète : l'inflorescence, portant des fleurs épanouies à la base et des boutons à l'extrémité, présente chez certaines espèces (*Gymnopodae* Benth., *Tetragonae* Pittier, *Sulcatae* Pitt.) un aspect conique caractéristique.

Chaque inflorescence produit 10 à 50 fleurs selon les espèces. C'est dans la sect. *Bourgonia* que le nombre de fleurs (très petites) est le plus elevé ; par contre *I. bracteosa, I. cayennensis, I. rubiginosa* produisent rarement plus de 15-20 fleurs par grappe.

Les grappes, toujours axillaires, peuvent être isolées ou groupées en fascicule de 2-5 par aisselle.

Les modalités variées de groupement des inflorescences, observées dans différentes espèces ou parfois au sein d'une même espèce, montrent un gradient de complexité de l'ensemble inflorescentiel. La fig. 1 réunit quelques exemples, de façon schématique (seuls sont représentés des axes d'ordre n et n-1).

Dans le type le plus simple (fig. 1A) les axes, équivalents, portent des épis axillaires isolés ou groupés par 2/3 à chaque aisselle. La production d'inflorescences est facultative : l'axe continue sa croissance végétative sans modification.

Au contraire, la spécialisation de certains axes en rameaux courts représente une structure plus complexe (fig. 1D) : les épis sont en effet portés par des axes végétatifs à entrenœuds courts, à croissance limitée, et dont les feuilles, pourtant morphologiquement identiques aux feuilles de l'axe « long », restent très réduites et tombent souvent précocement. Ces axes courts sont homologues d'inflorescences composées, les feuilles réduites ayant valeur de bractées. Ils existent sporadiquement chez plusieurs espèces (*I. umbellifera, I. melinonis, I. pezizifera*...) mais sont constants et caractéristiques chez *I. alba* où ils forment des inflorescences volumineuses, chaque feuille réduite axillant 2-4 épis. (LEÓN, 1966, a également remarqué la présence de rameaux courts chez quelques espèces d'Amérique Centrale).

Entre ces deux schémas, existent différents intermédiaires : les schémas B et C (fig. 1) en montrent des exemples. Certains axes, tout en restant capables de croissance indéfinie, présentent un raccourcissement des entrenœuds et une réduction des feuilles axillantes. L'abondance des inflorescences, surtout lorsque leur épanouissement est plus précoce que celui des feuilles, contribue à simuler une floraison terminale. Parfois, le bourgeon terminal de l'axe portant les inflorescences se nécrose et un méristème végétatif axillaire plus vigoureux le relaye (fig. 1, D-c). Les fruits paraissent alors se trouver en position terminale.

Source : MNHN, Paris

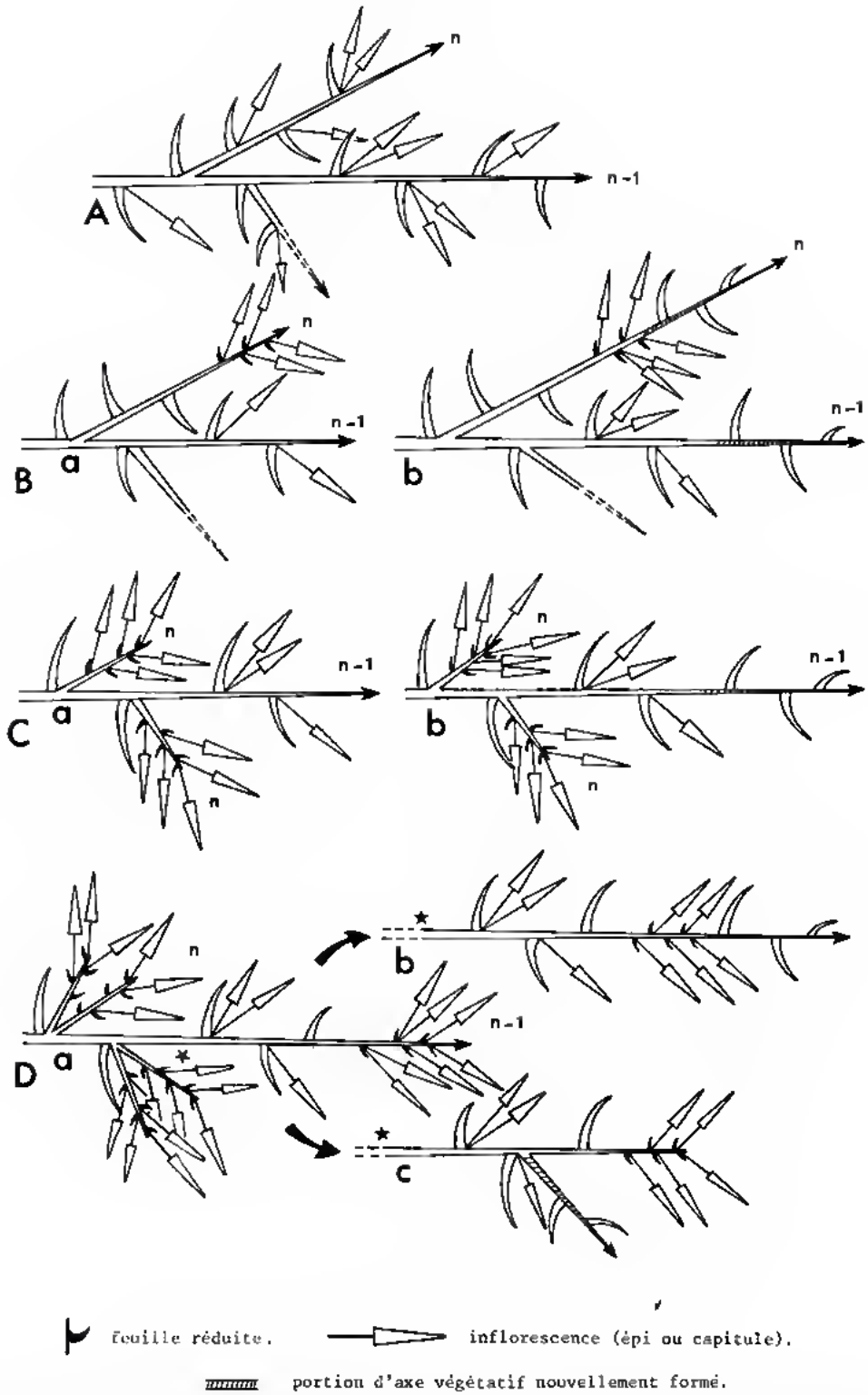


FIG. 1. — **Quelques types de rameaux inflorescentiels chez les *Inga* guyanais.** A : croissance des rameaux végétatifs non modifiés par la floraison ; B, **a** : axe n-1 non modifié ; feuilles et entrenœuds réduits sur l'axe n ; **b** : poursuite de la croissance végétative des deux axes ; C, **a** : axe n-1 non modifié, axe n = rameau court à croissance limitée ; **b** : poursuite de la croissance végétative de l'axe n-1 seulement ; D, **a** : tous axes modifiés : réduction des entrenœuds et des feuilles sur l'axe n-1, axes n = rameaux courts à allongement limité ; **b** et **c** : deux possibilités pour la reprise de la croissance, allongement de l'axe n-1 (**b**) ou nécrose de l'apex n-1 et relais par un méristème végétatif inférieur (**c**).

Source : MNHN, Paris

Ainsi, au niveau des inflorescences, les variations peuvent porter :

— sur le degré de réduction des entrenœuds et des feuilles axillantes ;

— sur les différentes possibilités de groupement des axes inflorescentiels à une même aisselle : épis simples isolés ; épis fasciculés ; rameaux courts isolés ; rameaux courts fasciculés ; épis simples + rameaux courts ; inflorescence + pousse végétative. Dans certains cas, on observe une transition le long d'un axe qui porte successivement : rameaux courts, rameaux courts + épis simples, épis simples seulement (fig. 1 D) ;

— sur le synchronisme entre croissance végétative et développement des inflorescences. De la même façon que les axes végétatifs, à développement immédiat ou retardé (v. p. 79) selon les cas, les inflorescences apparaissent soit à l'aisselle des feuilles naissantes et se développent en même temps que celles-ci, soit à l'aisselle des feuilles adultes. La ramiflorie est plus rare (*I. melinonis*). La cauliflorie stricte n'a pas été observée en Guyane. Elle existe au moins chez une espèce d'Amazonie occidentale (*Inga sp.*, photo A. SANTOS, comm. pers., 1980) et chez *I. saffordiana* (LEÓN, 1966 : 268).

La spécificité de ces caractères de l'inflorescence reste difficile à établir. Chez certaines espèces, comme *I. edulis*, *I. auristellae*, *I. sertulifera*, les inflorescences semblent toujours disposées selon le type simple A (fig. 1). D'autres présentent les diverses variations décrites plus haut ; en particulier *I. umbellifera*, *I. acrocephala*, *I. speciosa*, *I. capitata*, *I. bourgoni*, etc. et probablement la plupart des espèces guyanaises. *I. alba* est apparemment la seule qui possède des rameaux courts particulièrement bien individualisés.

Il est difficile d'évaluer la signification évolutive de ces variations. Les inflorescences les plus simples sont généralement considérées (ELIAS, 1981) comme les plus évoluées. Dans le cas des *Inga*, deux modalités opposées peuvent être envisagées :

1. épis simples à l'aisselle de feuilles normales ⟶ rameaux courts (contraction / réduction)
2. rameaux courts ⟶ fascicules d'épis simples (contraction / réduction)

Dans le deuxième cas, les fascicules sont alors considérés comme des rameaux courts à entrenœuds nuls.

b) Fleurs.

Les fleurs, blanches ou jaune très clair (excepté chez *I. pilosula* à fleurs jaune vif), se situent à l'aisselle de bractées le plus souvent réduites, linéaires ou en forme d'écailles triangulaires ou spatulées, de 1 à 3 mm de longueur, rarement plus grandes (*I. bracteosa*, *I. disticha*). Sessiles ou pédicellées (le pédicelle atteint au maximum 1,5 cm), les fleurs ont une structure constante : calice et corolle campanulés ou tubuleux, à 5 lobes réguliers ou irréguliers ; calice parfois bilobé ; ovaire unique, souvent porté par un court pédicelle ; étamines nombreuses (plus de 30), soudées en un tube plus ou moins exsert, filet long et grêle ; anthères portées par un disque (fig. 7 f). Les variations portent sur les dimensions et la pilosité du périanthe : la longueur de la corolle (LC) varie de 1 à 3-4 cm ; celle du calice (Lc), de 1 mm à 1 cm ; le rapport Lc/LC, de 1/2 à 1/5. Les étamines sont au moins deux fois plus longues que la corolle ; l'ensemble de la fleur peut ainsi, chez certaines espèces, atteindre 5 cm de longueur ou plus, ce qui donne une idée du volume important de l'inflorescence.

3. Fruits et graines. (Pl. I, 2-3 ; IV ; fig. 7 à 13).

a) Fruits.

Les fruits sont des gousses indéhiscentes que les animaux, Mammifères arboricoles ou Oiseaux, ouvrent pour consommer les graines, dont ils assurent ainsi la dissémination (cf. chap. IV). Le fruit est parfois partiellement déhiscent (*I. ingoides*).

Source : MNHN, Paris

Note sur les termes employés pour décrire la gousse : le terme de « marges », que nous utiliserons plutôt que celui de « bords », par analogie avec la terminologie anglo-saxonne « margins », désigne les zones de contact entre les valves ; les marges limitent les « faces », qui sont la surface externe, visible, des valves.

Longue de (5) 10-20 (30) cm et large de 1-4 cm, selon les espèces, la gousse contient le plus souvent 10 à 20 graines (plus chez *I. thibaudiana, I. edulis* ; moins chez *I. virgultosa*) ; elle est droite ou un peu incurvée, moins souvent bien arquée (*I. pezizifera, I. melinonis*...) et enroulée en spirale chez une espèce (*I. fanchoniana*). Selon que les valves sont planes ou bombées, et les marges élargies ou non, la gousse mûre apparaît, en section, aplatie, cylindrique ou tétragone.

Les variations de l'aspect du péricarpe portent sur :

— l'épaisseur et la consistance : selon les espèces le péricarpe est mince et membraneux, ou épais et fibreux, souple ou rigide, parfois lignifié ;

— la pilosité : la gousse mûre est glabre, ou couverte d'un fin tomentum lui donnant un aspect velouté, plus rarement couverte de poils raides hirsutes (*I. cayennensis, I. disticha*...) ;

— la couleur : les gousses glabres sont vert plus ou moins sombre, ou jaune vif ; les gousses tomenteuses, brun-verdâtre ou jaunâtre , à brunes ; les gousses très pubescentes, brun-ocre « ferrugineux » ;

— l'ornementation des faces : elle est généralement peu marquée et constituée de rides plus ou moins saillantes, transversales ou obliques ; chez quelques espèces, on observe une ornementation réticulée ténue (*I. alba, I. auristellae*...) ou au contraire très en relief (*I. huberi*).

En combinant les caractères du péricarpe, des marges et l'aspect de la gousse en section, on a tenté de distinguer plusieurs types de fruits :

a) *Marges non dilatées étroites* (1-3 mm de large) ; graines souvent non contiguës et saillantes sous le péricarpe mince : *I. stipularis* (Pl. IV-6), *I. leiocalycina* (Pl. IV-3), *I. heterophylla*... ; (graines contiguës chez *I. marginata*).

b) *Marges faiblement dilatées* (3-5 mm), non saillantes, et faces plus ou moins bombées. Le péricarpe de tels fruits, épais et souple, à surface généralement lisse ou presque lisse, et glabre, donne à la gousse un aspect cylindrique et charnu : *I. sertulifera, I. umbellifera, I. cinnamomea, I. nobilis* (Pl. IV-1, 2, 5).

c) *Marges faiblement dilatées, saillantes* : les faces, généralement plus larges que dans le cas (b), restent planes, le péricarpe est plus rigide : *I. cayennensis, I. disticha* (fig. 11), *I. huberi* (fig. 8), *I. alata*...

d) *Marges fortement dilatées* (plus de 5 mm), généralement saillantes, et faces planes : la section du fruit est alors quadrangulaire, et presque carrée lorsque les faces restent étroites. A ce type correspondent les espèces de la série *Tetragonae* (*I. bracteosa, I. rubiginosa, I. nuda*, (fig. 12).

e) *Marges hypertrophiées* : les fruits sillonnés, qui caractérisent la sér. *Inga* León (= « *Sulcatae* » Pittier), résultent du développement des marges au détriment des faces : chez *I. edulis*, les faces sont inexistantes et leur emplacement visible en coupe transversale des gousses juvéniles (cf. PONCY, 1984, fig. 1) ; chez *I. ingoides, I. meissneriana*, les faces sont encore présentes, très étroites, entre les deux zones sillonnées (fig. 13 ; Pl. I-3)

Dans les types (a), (b), (c) se répartissent les fruits des espèces appartenant aux autres séries taxonomiques. Quelques espèces s'y intègrent mal, comme *I. thibaudiana* dont le fruit, très souple et à marges dilatées, non saillantes, est presque tétragone, ou comme *I. splendens* dont les fruits volumineux ont un péricarpe très épais et rigide à faces très bombées.

Aspect de la paroi interne du fruit (Pl. IV) : l'endocarpe, blanc fibreux, est parfois très mince ; lorsque le fruit vieillit et se dessèche, il adhère souvent à la pulpe des graines et peut être confondu avec celle-ci. Les graines sont le plus souvent disposées dans le sens transversal, contiguës et serrées, ou non contiguës (les deux valves de la gousse se rejoignent alors entre chaque graine). Dans les fruits sillonnés (type e), les graines sont disposées dans le sens longitudinal ou oblique (PONCY, 1984, fig. 2).

Source : MNHN, Paris

b) Graines.

Les graines mûres ont été étudiées chez 25 espèces (dont 22 de Guyane française). La description détaillée des graines, germinations et plantules ayant été publiée précédemment (PONCY, 1984), nous en rappelons ici seulement les points importants :

— Mises à part les variations de dimensions, les graines ont toujours le même aspect : lorsqu'on ouvre le fruit mûr, chacune d'elles apparaît comme une masse ovale entièrement recouverte d'une pulpe filamenteuse blanche, gorgée de suc (les sucres qu'elle contient sont identiques à ceux que sécrètent les glandes foliaires : v. p. 13).

— Cette pulpe, portée par une enveloppe interne membraneuse, constitue avec cette dernière un tissu unique, le tégument séminal.

— Un tel tégument séminal répond exactement à la définition du *sarcotesta* (CORNER, 1976 : 51) ; les filaments uni- ou pluri-cellulaires qui forment la pulpe semblent correspondre à la couche externe (palissadique) hypertrophiée.

— Les graines sont dépourvues d'albumen ; les cotylédons, toujours charnus, ont un épiderme pigmenté (vert à brunâtre ou violacé à noir) qui semble dépourvu de stomates et d'hydatodes ; l'axe embryonnaire est droit, la plumule et l'hypocotyle toujours pubescents.

4. Plantules et jeunes plants.

a) Plantules.

Les germinations et les plantules ont été observées *in vivo*, en serre et sur le terrain, sur 25 espèces. Comme pour les graines, leurs caractères sont décrits en détail dans une publication antérieure (PONCY, 1984). L'aspect des plantules est très comparable chez les différentes espèces :

— La germination est dite « semi-hypogée » (au sens de NG, 1978) : les cotylédons sont libres et « exposés » ; l'hypocotyle ne s'allonge pas, ou peu.

— Il n'y a pas de cataphylle.

— Les deux premières feuilles sont opposées, sauf chez deux espèces ; elles ont une paire de folioles et un pétiole presque toujours ailé.

b) Le jeune plant. (pl. V)

1. Tige :

— Elle est constituée par l'axe primaire ou par un axe cotylédonaire de remplacement. Sa pilosité varie d'une espèce à l'autre conformément au caractère de l'adulte. L'écorce est ponctuée de nombreuses et petites lenticelles claires.

— La chute des cotylédons a lieu lorsque la plantule a émis 3 à 6 feuilles selon les espèces.

— La protection de l'apex est parfois assurée par les stipules, chez les espèces où elles sont bien développées (*I. alata, I. cinnamomea, I. stipularis,...*). Mais plus souvent, le rôle protecteur revient au rachis de la dernière feuille émise, notamment chez les espèces dont les jeunes tiges et feuilles sont assez fortement pubescentes : les poils denses de la face inférieure du rachis forment un épais manchon (*I. cayennensis, I. thibaudiana....*). Chez ces espèces, les stipules sont réduites, laciniées, alors que, lorsque les stipules sont larges et engainantes, la plante est généralement glabre.

— Les bourgeons sériés existent chez toutes les espèces, jusqu'à 4 par aisselle (*I. edulis*), en série verticale et acropète.

Source : MNHN, Paris

2. Feuilles (fig. 2) :

— Acquisition du nombre de folioles caractéristique de l'espèce : aux premières feuilles unijuguées opposées succèdent, en nombre variable selon les espèces et les conditions écologiques, d'autres feuilles à 1 paire de folioles ; puis apparaissent progressivement des feuilles à 2, 3... et jusqu'à 6-7 paires suivant les espèces. Quel que soit le nombre spécifique de folioles, celui-ci est généralement atteint pendant la phase de croissance initiale orthotrope (v. chap. III, p. 71). Chez quelques espèces à feuilles 4-à 6-juguées au stade adulte, les jeunes plants acquièrent, très tôt après la germination, des folioles nombreuses, souvent en nombre supérieur à celui qui caractérise l'adulte (*I. thibaudiana, I. cayennensis, I. virgultosa*...). Chez les espèces à feuilles bi-juguées (*I. pilosula, I. splendens*), les feuilles à 1 paire de folioles sont plutôt plus nombreuses au stade jeune ; mais l'augmentation du nombre de feuilles unijuguées peut être liée à la prolongation de la phase orthotrope (v. p. 89 au sujet de *I. splendens*).

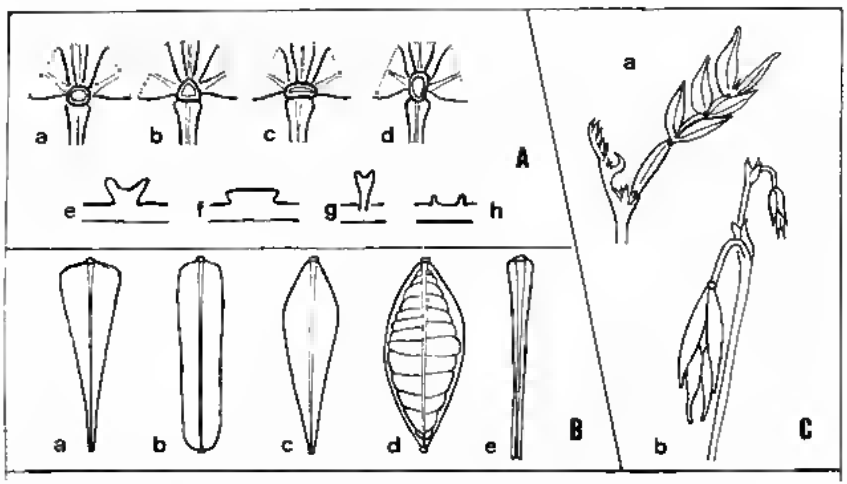


FIG. 2. — **Quelques caractères des jeunes feuilles** : A, glandes foliaires : **a**, circulaire ; **b**, triangulaire ; **c**, ovale transversalement ou réniforme ; **d**, ovale allongée ; **e**, en coupe ; **f**, aplatie ; **g**, stipitée ; **h**, sessile. B, aile du pétiole ou du rachis : **a**, triangulaire ; **b**, droite ; **c**, rhomboïde ; **d**, arrondie ou oblongue ; **e**, pétiole (ou rachis) marginé. C, port des feuilles : **a**, dressées ; **b**, retombantes.

— Le pétiole des premières feuilles est généralement deux ou plus de deux fois plus court que les folioles. Chez les espèces guyanaises, le pétiole est presque toujours dépourvu d'aile au stade adulte, même lorsque le rachis est ailé. Au contraire, le pétiole des premières feuilles est le plus souvent ailé (fig. 2 B). Chez *I. edulis*, cultivé en serre, la réduction et la disparition de l'aile du pétiole ont lieu entre la 30e et la 40e feuille (à 3 ou 4 paires de folioles). Les dimensions du pétiole diffèrent parfois beaucoup entre la plantule et l'adulte : chez *I. edulis* (cf. fig. 13, p. 66), *I. splendens* (cf. fig. 10, p. 55) par exemple, bien développé aux stades jeunes, il devient très court ou subnul chez l'adulte.

— Le rachis, comme le pétiole, même nu ou marginé à l'état adulte, est le plus souvent ailé chez le jeune plant. L'aile disparaît très rapidement chez *I. nobilis, I. pèzizifera*, tardivement chez *I. thibaudiana*.

— Les stipules sont semblables chez toutes les espèces, au niveau des premières feuilles : laciniées, pointues, de dimensions réduites. Mais elles acquièrent rapidement leurs caractères spécifiques, souvent même avant l'acquisition du nombre définitif de folioles. Chez *I. cinnamomea* cependant, elles sont d'emblée développées et présentent leur aspect caractéristique. Le rôle protecteur des stipules chez plusieurs espèces a été évoqué plus haut.

— Les folioles présentent des variations (dimensions, pilosité, asymétrie...) dont on doit tenir compte dans les descriptions spécifiques, et qui seront mentionnées au chap. II, pour chaque espèce. Quelques cas de pigmentation particulière du limbe ont été observés, en sous-bois sur des plantules

Source : MNHN, Paris

(*I.* cf. *edulis, I.* cf. *thibaudiana, I.* cf. *alba*) et chez la majorité des plants de *I. edulis* cultivés en serre (pl. VI, 6). Cet aspect de la feuille, non constant pour une même espèce, pourrait être lié à des conditions d'éclairement faible.

— Les glandes foliaires (fig. 2A ; pl. VI) sont présentes dès les premières feuilles de la jeune plantule, au niveau de l'insertion des folioles, sans exception chez la plupart des espèces (chez *I. cayennensis, I. fanchoniana*, leur absence est un caractère de la plante adulte : v. p. 37, 56). Chez les toutes premières feuilles, elles sont identiques d'une espèce à l'autre, indifférenciées, très réduites et circulaires, excepté chez *I. edulis* où elles affectent d'emblée une forme ovale ; elles acquièrent progressivement l'aspect et les dimensions caractétistiques de chaque espèce, et ce plus ou moins précocement : chez *I. alba*, elles sont bien développées dès les 4-5e feuilles, alors que chez *I. ingoides*, elles se différencient beaucoup plus tardivement (pl. VI, 1, 3, 4). En tout cas, les glandes sont fonctionnelles très tôt, avant même d'avoir effectué leur différenciation complète. La couleur des glandes est un caractère important pour la reconnaissance des espèces, principalement sur la feuille juvénile.

De l'acquisition progressive des caractères végétatifs résulte donc, pour la plupart des espèces, un important polymorphisme foliaire entre la plantule et l'adulte. Ceci est illustré (fig. 3) par un jeune pied de *I. acrocephala* qui présente des feuilles de type juvénile sur l'axe primaire basal et, sans transition, des feuilles de type adulte sur la portion distale réitérée. L'augmentation du nombre de folioles, la perte de l'aile du pétiole, l'augmentation de la taille des glandes correspondent aux changements les plus visibles.

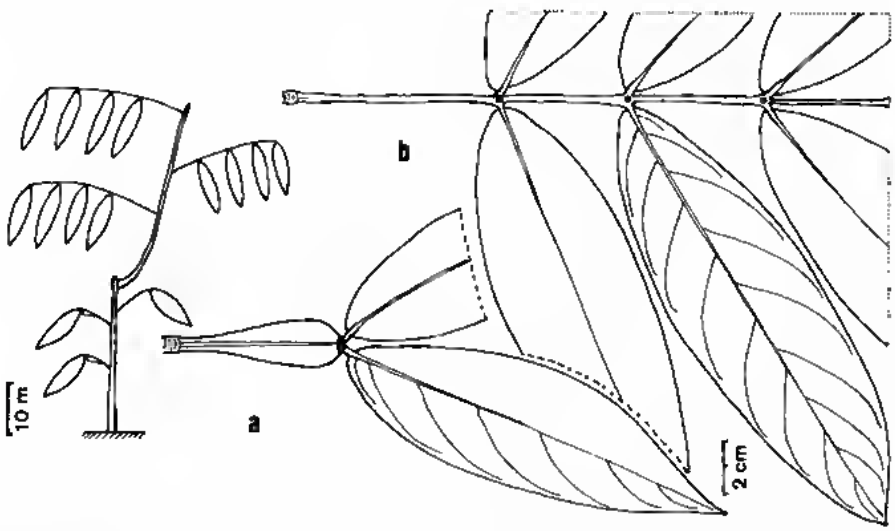


FIG. 3. — **Polymorphisme foliaire de *I. acrocephala*** : pied de 70 cm, sous-bois au bord de l'Approuague, 1978 (O. P. 97) ; feuilles de l'épicotyle, de type juvénile (a) ; feuilles de la réitération traumatique, de type adulte (b).

3. Caractères des jeunes pousses :

— Couleur : chez plusieurs espèces, les jeunes pousses (tige, stipules, nervures, limbes foliaires...) sont uniformément rouge sombre. Ceci s'observe particulièrement bien chez les espèces à croissance rythmique, au moment de l'émission de chaque unité de croissance. D'autres espèces ont des feuilles rouge clair ou rosées, notamment celles dont le limbe est peu coriace (*I. auristellae, I. disticha*). Chez *I. splendens, I. alata, I. edulis* etc., seuls les limbes foliaires sont rouge sombre, brunâtres ou violacés, les tiges, stipules, nervures restant verts. Les autres espèces ont leurs très jeunes pousses vertes d'emblée.

— Pilosité : elle est présente ou absente, le plus souvent conformément au caractère de l'adulte. Parfois très abondante dès la germination (*I. cayennensis*), elle apparaît généralement ou se renforce lorsque la plantule grandit (*I. edulis, I. ingoides*) ; elle est caractéristique sur les très jeunes feuilles

Source : MNHN, Paris

d'espèces dont les feuilles adultes ont une pubescence très légère (*I. thibaudiana*) ou nulle (*I. splendens*). Les poils sont blancs à bruns-roux, hirsutes ou apprimés.

— Port des feuilles. Selon les espèces on observe :

a) des feuilles dressées : pétiole et rachis rectilignes, folioles dressées ; la phase d'expansion s'accompagne d'une inclinaison de haut en bas de l'ensemble de la feuille vers la position horizontale (fig. 2C-a ; pl. VI, 2) ;

b) des feuilles retombantes, en raison de l'inflexion précoce du pétiole et du port pendant des folioles : l'expansion foliaire s'accompagne d'un redressement de bas en haut du rachis et des folioles (fig. 2C-b ; pl. VII, 5).

FIG. 4 — Système racinaire des plants de 3 espèces cultivées en serre : **a**, *I. fagifolia* (plant de 15 mois, pivot de 60 cm de long, axe aérien de 35 cm de haut ; **b**, *I. edulis* : système primaire et adventif épicotylaire (pivots de 60 cm env., axe aérien 60 cm ; plant de 11 mois) ; **c**, *I. cinnamomea* : portion de pivot montrant un amas de nodules (plant de 15 mois, axe aérien 1,10 cm de haut).

Source : MNHN, Paris

Les caractères de couleur et de pilosité des jeunes pousses sont liés à l'espèce, et donc utiles pour la reconnaissance des formes jeunes ou stériles, mais aussi, sans doute, assez fortement influencés par les conditions écologiques (éclairement).

4. Système racinaire (fig. 4) :

La racine principale forme un pivot qui émet des racines latérales éparses. Les racines adventives, fréquentes dans la région cotylédonaire (épicotyle et hypocotyle), apparaissent parfois très tôt après la germination : chez certaines espèces, elles peuvent constituer un important réseau plagiotrope au ras du sol. Le système racinaire correspond alors au « système mixte » décrit par KAHN (1978). Chez *I. edulis*, l'implantation racinaire est un peu particulière : l'une des racines adventives épicotylaires prend un développement vertical important et double le pivot principal d'un pivot parallèle. Par la suite, ces deux pivots se renforcent et émettent un réseau de racines secondaires plagiotropes en surface. Dans les conditions de culture en serre, leur devenir n'a pas pu être suivi.

Plus tard, la base des jeunes troncs émet encore fréquemment des racines adventives (*I. edulis, I. auristellae, I. stipularis*...).

Les racines de toutes les espèces étudiées portent des nodules sphériques, blancs, à épaississements bruns, généralement épars et de petite taille, assez gros et souvent groupés en amas volumineux (3-4 (+) cm ∅), chez *I. edulis* et surtout chez *I. cinnamomea*.

II. REMARQUES SUR LA PHYLOGÉNIE.

1. Introduction : relations phylétiques des *Ingeae* avec les tribus voisines.

Les données paléontologiques, palynologiques, cytologiques, anatomiques concordent avec celles de la morphologie foliaire et florale pour formuler une hypothèse sur les tendances évolutives des *Mimosoideae* (ELIAS, 1981) selon laquelle les *Ingeae*, apparues à l'Oligocène supérieur, auraient atteint un niveau de spécialisation élevé. Ainsi, « genera of *Ingeae* (*Inga, Pithecellobium, Affonsea, Archidendron*), formerly considered primitive, must be recognized as highly advanced taxa marked by many specialized characters » (ELIAS, *l.c.* : 151).

2. Relations phylétiques des *Inga* avec les autres genres de la tribu des *Ingeae*.

Aucune hypothèse n'existe pour expliquer les relations de parenté des différents genres de la tribu, parmi lesquels *Calliandra* serait le plus spécialisé (GUINET, 1969, 1981 ; GOLDBLATT, 1981).

En ce qui concerne *Inga*, on fera les remarques suivantes :

— Pour CORNER (1954), les feuilles des Légumineuses auraient évolué depuis les feuilles bipennées jusqu'aux feuilles simples. Il considère donc qu'*Inga* représente un état dérivé.

— Par ailleurs, et conformément à sa théorie du Durian (CORNER, 1949), cet auteur interprète le *sarcotesta*, apparu indépendamment dans plusieurs lignées et correspondant à un retour à une structure anatomique indifférenciée, comme un caractère dérivé (CORNER, 1976 : 52-54). Il critique vivement à ce sujet la conception de VAN DER PIJL (1955) pour qui le *sarcotesta* est une structure primitive dont l'arille serait dérivée, par réduction progressive de la partie charnue.

Ayant défini sans ambiguïté (PONCY, 1984) la nature du tégument séminal des *Inga* guyanais, on peut, en suivant CORNER, en tirer argument pour apprécier le degré de spécialisation du genre.

Source : MNHN, Paris

D'autres caractères nous paraissent pouvoir aussi être interprétés comme dérivés :

— L'architecture végétative : les auteurs des modèles architecturaux n'ont pas émis d'hypothèse au sujet des tendances évolutives de l'architecture végétative, mais il nous semble que la différenciation plagiotrope qui caractérise le modèle de TROLL et la plagiotropie distique vraie sont dérivées de l'orthotropie (voir aussi p. 77). Cette différenciation s'observe d'ailleurs sur les jeunes plants dont la croissance débute par une phase juvénile (v. p. 71 et suiv.). S'il s'avère, comme c'est probable, que l'ensemble du genre présente les même caractères architecturaux, cela signifierait qu'ils ont été acquis par la souche ancestrale du genre ; ils seraient donc utiles dans l'étude phylogénique des *Ingeae*.

— Les glandes foliaires : la structure complexe (évoquée p. 12) des glandes cupuliformes possédant une vascularisation développée correspondrait, ainsi que le souligne ELIAS (1972 ; 1981 : 148), à un fort degré de spécialisation.

Mais les *Inga* possèdent aussi des caractéres primitifs, notamment l'absence d'espèces herbacées et le fruit indéhiscent : mais la signification phylétique de ce dernier reste à discuter.

Bien qu'il ait conservé certains caractères primitifs, on peut supposer que le genre *Inga* représente l'aboutissement d'une lignée des *Ingeae* dont les caractères ont évolué à partir de formes ancestrales à feuilles bipennées et à tégument normal. Certaines espèces de *Pithecellobium* possédant un sarcotesta non pulpeux (*P. cauliflorum*) ou des feuilles unipennées (§ *Cojoba*, cf. NIELSEN, 1981) pourraient être des jalons de cette lignée.

Ces remarques ne sont pas en contradiction avec les affinités très marquées entre *Inga* et le petit genre brésilien *Affonsea*. Celui-ci possède aussi les caractères originaux de *Inga* (feuilles unipennées, graines à tégument pulpeux contenu dans des fruits indéhiscents...). Il s'en distingue par son calice très développé, mais surtout par la présence de plusieurs carpelles dans l'ovaire. Il semble en effet que, contrairement à l'interprétation classique selon laquelle les Légumineuses pluricarpellées seraient les formes ancestrales de la famille, l'ovaire pluricarpellé ne constitue pas un caractère primitif, mais que « the monocarpellate condition has secondarily given rise to the multicarpellate one » (ELIAS, 1981). Ainsi, NIELSEN (1979) a-t-il placé côte à côte dans le genre *Archidendron* des espèces à ovaires uni- et pluricarpellé. MOHLENBROCK (1963) avait déjà proposé le rattachement d'*Affonsea* à *Inga*.

3. Relations phylétiques entre les espèces du genre *Inga*.

Aucune hypothèse phylétique n'existe actuellement, qui puisse être confrontée à la classification de BENTHAM. Quelques éléments de réflexion sont fournis par les travaux palynologiques et anatomiques :

— D'après GUINET (1969, et comm. pers., 1979), le genre semble présenter une grande variabilité dans les caractéres polliniques, compte tenu de l'homogénéité de ces caractères dans l'ensemble de la tribu des *Ingeae* : l'analyse palynologique pourrait donc être une technique intéressante pour préciser les relations phylogéniques entre les espèces ou groupes d'espèces. Mais le nombre encore insuffisant d'espèces étudiées, et les difficultés d'identification des espèces dans ce genre encore mal connu ne permettent pas de confronter les données palynologiques acquises avec la classification de BENTHAM.

— L'étude de l'anatomie du bois chez 47 espèces d'*Inga*, principalement surinamiennes, a conduit BARETTA-KUIPERS (1973) à considérer les sections *Bourgonia* et *Euinga* Bentham comme des groupes naturels. Les sections *Leptinga* et *Diadema*, réunies en une seule par différents auteurs depuis BENTHAM, semblent former, par contre, deux groupes voisins mais distincts. Cependant, pour les caractères anatomiques comme pour beaucoup d'autres, l'homogénéité entre les espèces analysées est importante : un seul caractère différentiel (le mode de combinaison des rayons) est utilisable, les autres étant à peu près constants d'une espèce à l'autre.

L'étude morphologique des espèces guyanaises, réparties pourtant dans différentes sections, n'apporte pas non plus d'éléments différentiels décisifs. Par contre, elle confirme que le genre est extrê-

Source : MNHN, Paris

mement homogène. Les caractères observés sont généralement constants (architecture, structure des fleurs, graines, germinations, plantules...) ou répartis dans les différentes sections (nombre de folioles, aile du rachis, régularité du calice...). Quelques-uns caractérisent chacun une section ou série mais sont variables dans les autres, et aucune corrélation n'apparaît entre eux. Ainsi :

— les fruits à marges hypertrophiées et faces réduites ou nulles de la Ser. *Inga* Leòn dérivent probablement des gousses à marges étroites ou peu élargies ;

— la contraction de l'inflorescence, aboutissant au capitule, généralement considérée (cf. ELIAS, 1981) comme dérivant de l'épi plus ou moins lâche, caractérise la Sect. *Leptinga* Macbr. ;

— les glandes stipitées sont sans doute dérivées des glandes sessiles : elles existent chez les *Leptanthae* et les *Longiflorae* (et les *Vulpinae* Leòn, non représentées en Guyane française) ;

— les *Bourgonia* possèdent en commun les fleurs les plus petites du genre, dont les grandes fleurs dériveraient, en corrélation avec l'évolution des agents pollinisateurs (cf. ELIAS, 1981). Les fleurs les plus grandes sont celles des *Tetragonae* Pitt. (et hors de Guyane, des *Golmanianae* Leòn).

On ne dispose donc encore d'aucun argument pour discuter de la valeur de ces groupements infragénériques. L'analyse détaillée de la signification phylétique de ces caractères et de leurs corrélations, chez le plus grand nombre possible d'espèces, est donc nécessaire avant de pouvoir formuler une hypothèse sur les tendances évolutives à l'intérieur du genre *Inga*.

On peut toutefois suggérer, à titre d'hypothèse de départ, que certaines espèces de la Sect. *Bourgonia*, à fleurs petites portées par des épis lâches et à fruits sans marges élargies, sont les plus proches de la souche ancestrale.

III. REMARQUES SUR LA BIOGÉOGRAPHIE.

A. — Distribution géographique des espèces guyanaises de *Inga*.

Une première tentative d'analyse des données concernant l'extension géographique des espèces guyanaises permet de définir, en première approximation, trois groupes d'espèces à répartition différente (fig. 5) :

1. Les espèces endémiques de Guyane et des régions limitrophes sont seulement actuellement au nombre de trois : *I. fanchoniana*, *I. melinonis* et *I. virgultosa*. L'endémisme de *I. virgultosa* est probablement réel, et lié à une écologie particulière. Les deux autres espèces, forestières et rares, existent peut-être ailleurs mais ont été récoltées seulement en Guyane.

2. Les espèces guyano-amazoniennes s'étendent sur les territoires du bouclier guyanais couverts de forêt dense (Guyane française, Surinam, Guyana, Venezuela) et dans tout le bassin amazonien (Pérou, Colombie, Bolivie, Brésil). Une quinzaine d'espèces au moins, c'est-à-dire la moitié de celles qui sont présentes en Guyane française, ont ce type de répartition ; elles appartiennent aux différents groupes taxonomiques, excepté à la sèr. *Inga* Leòn. Les limites méridionales de ces aires restent imprécises : les collections étudiées (Paris, Kew, Utrecht) possèdent très peu de matériel provenant des régions situées au sud du bassin amazonien (Bolivie, Mato Grosso, Minas Gerais). A ce type de distribution se rattachent :

a) Les aires, plus réduites, de *I. meissneriana* (Guyana, Surinam, Guyane française, Roraima et Pará) et de *I. huberi* et *I. cayennensis* (Guyana, Surinam, Guyane française, Pará) ; là encore, il peut s'agir soit d'aires n'atteignant réellement pas le reste de l'Amazonie, soit d'une documentation insuffisante.

Source : MNHN, Paris

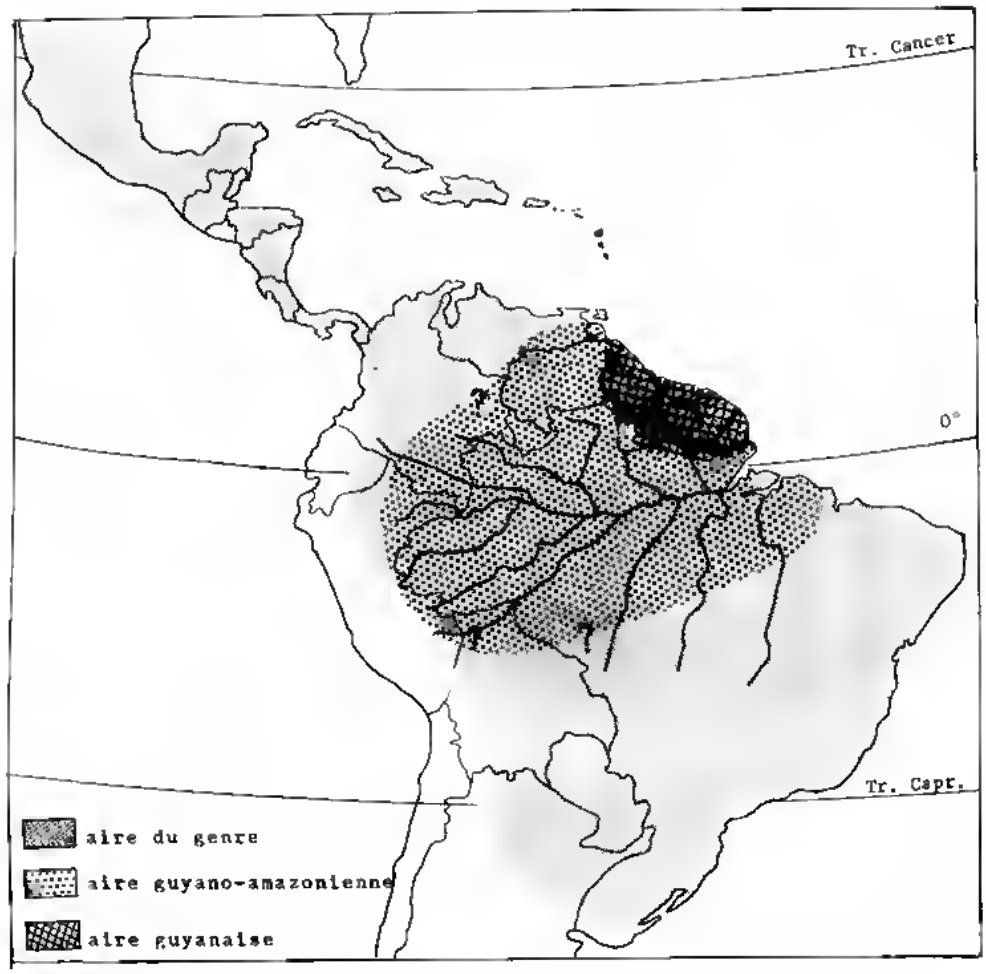


FIG. 5. — Distribution géographique des *Inga* guyanais.

b) Les aires qui dépassent la région guyano-amazonienne :

— vers le nord : 2 espèces sont présentes à la fois en Guyane française, en Amazonie et en Amérique centrale (Panama, Costa Rica) : *I. umbellifera* (fig. 6) et *I. pezizifera* (cette dernière a une aire amazonienne limitée à sa partie orientale : Guyanes, est du Parà). Mais ce nombre est probablement plus élevé : en effet, l'analyse de groupes d'espèces comme *sapindoides / bracteosa / macrophylla* et *punctata / leiocalycina* (incl. *strigillosa*) (v. p. 60 et 47) pourrait confirmer que chacun correspond à une seule espèce ;

— vers le sud-est : 2 espèces sont communes à la Guyane et à l'Etat brésilien de Bahia (LEWIS, 1979). *I. nuda* est connue au Surinam, en Guyane française, au Parà et au Bahia (mais il s'agit d'une espèce assez rare pour laquelle des collections plus importantes seraient nécessaires). La répartition de *I. capitata* est beaucoup plus large puisqu'elle s'étend dans toute la région guyano-amazonienne, et au sud-est jusqu'au Bahia et à la région de Rio (fig. 6).

3. Les espèces à très large répartition sont au nombre de 4 (*I. edulis, I. heterophylla, I. marginata, I. thibaudiana*). Elles occupent, du Mexique à l'extrême sud du Brésil, des aires à peu près aussi vastes que celle du genre entier (fig. 5), mais n'existent pas aux Antilles.

Enfin, il faut mentionner la répartition tout à fait particulière de *I. ingoides* : c'est la seule espèce commune à la Guyane française et aux Antilles ; elle semble liée aux régions côtières.

Source : MNHN, Paris

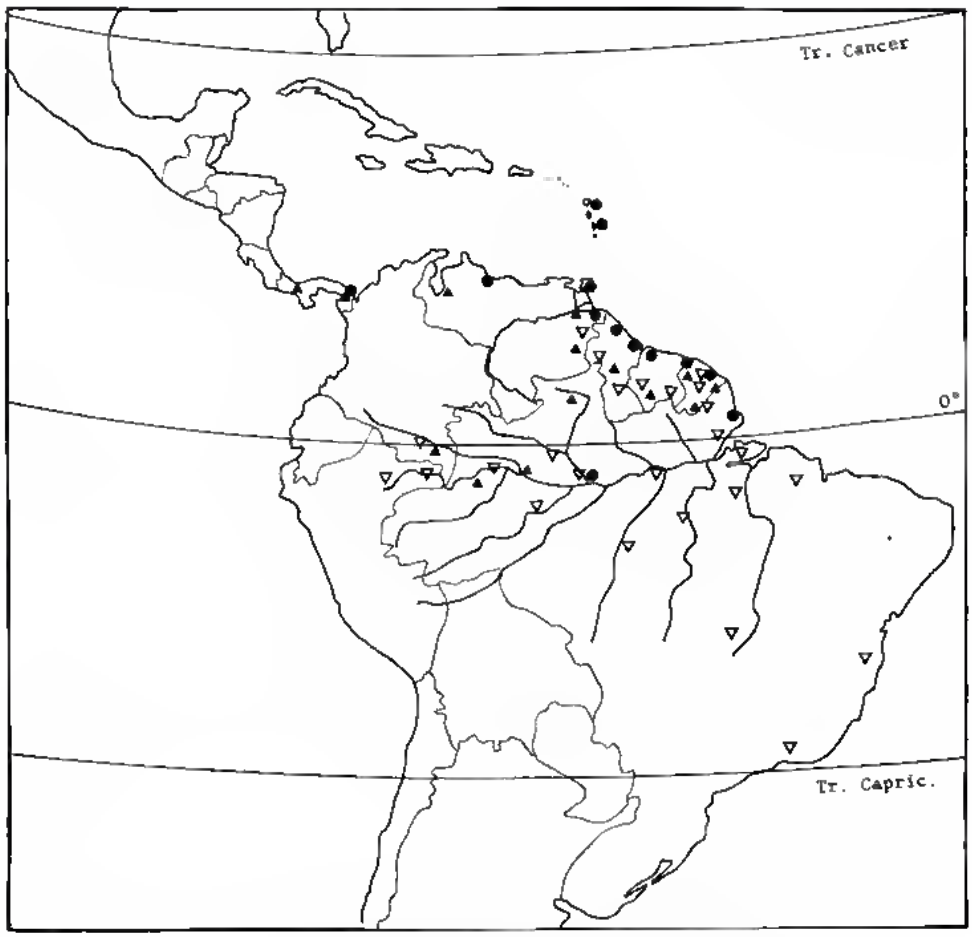


FIG. 6. — Distribution géographique de 3 espèces d'*Inga* guyanais :

• *I. ingoides* : Petites Antilles et région côtière des Guyanes
▲ *I. umbellifera* : Guyanes-Amazonie + Venezuela et Panama (cf. aussi *I. pezizifera*)
▽ *I. capitata* : Guyanes-Amazonie + Brésil S. E. (cf. aussi *I. nuda*)

B. — Affinités floristiques des *Inga* guyanais.

L'analyse succincte de la répartition des *Inga* guyanais et les données bibliographiques dont nous disposons (DUCKE, 1925, 1933 ; LEÓN, 1966 ; LEWIS, 1979 ; MACBRIDE, 1943 ; PITTIER, 1916...) semblent indiquer que les *Inga* sont répartis dans les trois grandes régions biogéographiques suivantes :

— Guyanes-Amazonie,
— Amérique centrale, nord de la Colombie et du Venezuela,
— Brésil non amazonien (est et sud),

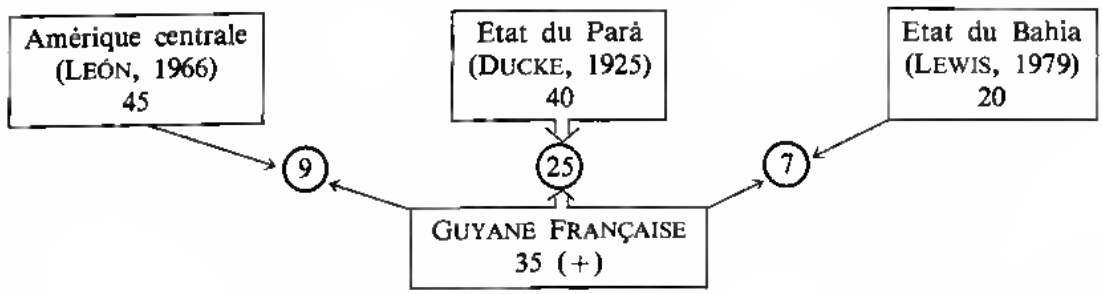
auxquelles il faut ajouter les régions périphériques qui groupent :

— les espèces andines (de vallées forestières, plus quelques espèces de montagne), dont l'importance et les affinités sont mal connues,
— les espèces antillaises, en très petit nombre (5),
— les espèces de l'extrême sud du Brésil, du Paraguay, de l'Uruguay et de l'Argentine.

Les *Inga* de Guyane française ne constituent pas une entité biogéographique, mais ils s'intègrent dans le vaste ensemble guyano-amazonien. A titre d'exemple, on peut évaluer leurs affinités floristiques en comparant le nombre d'espèces communes à la Guyane française et, respectivement, à l'Amérique centrale, au Pará (Brésil) et au Bahia (Brésil) :

Source : MNHN, Paris

Remarquons enfin que d'après LEÓN (*l.c.* : 272), « it is quite possible that a migration of species from South America could have reached the Central American mainland in the Upper Cretaceous ». On observera que cette hypothèse est incompatible avec celle que nous énonçons ci-dessus (suggérée par LEÓN lui-même), pour des raisons évidentes de chronologie.



Ce tableau met en évidence les affinités floristiques importantes entre Guyane et Amazonie orientale.

C. — Hypothèse sur le centre d'origine et de diversification du genre.

Le nombre élevé d'espèces recensées par DUCKE dans l'ensemble du bassin amazonien, a conduit LEÓN (1966 : 272) à considérer cette région comme le « centre d'origine » du genre, le nombre d'espèce décroissant de cette région vers la périphérie. Cette hypothèse paraît justifiée si l'on admet :

— que le genre *Inga* a fait tardivement son apparition dans la tribu des Ingeae ;

— que la plaine d'Amazonie, formée de sédiments accumulés au Mio-Pliocène, s'est peuplée de forêts à la fin du tertiaire, comme le pensent divers biogéographes dont PRANCE (1978) a résumé la position.

L'espèce ancestrale du genre *Inga*, apparue non pas dans le bassin amazonien, mais sans doute antérieurement à celui-ci, sur les terres hautes d'un bouclier ancien (au Sud, bouclier brésilien ? ou au Nord, bouclier guyanais ?), aurait migré vers le bassin amazonien : c'est là que, remarquablement adaptée à la forêt tropicale humide, elle aurait donné naissance à des espèces nombreuses, ayant elles-mêmes migré jusqu'aux confins de ces forêts.

En outre, le fait qu'aucun des taxons infragénériques actuellement reconnus (sections et séries de BENTHAM, 1875, LEÓN, 1966) ne soit confiné à des aires limitées, mais que tous sont au contraire répartis dans l'ensemble de l'aire du genre, pourrait signifier que ces divisions ne correspondent pas à des groupes naturels. Cela peut indiquer aussi que les migrations vers les régions périphériques ont eu lieu tardivement, à partir d'un groupe déjà largement diversifié. Ainsi, la série *Inga*, qui constitue certainement un groupe naturel, est représentée dans toutes les régions, y compris — et surtout — les régions périphériques : la souche ancestrale de cette série est donc probablement apparue au moment de la diversification initiale du genre.

Ce mode de diversification et de dispersion dans un milieu favorable, sans contraintes géographiques ou écologiques, que HAFFER (1979) qualifie de « passif », pourrait expliquer l'apparente contradiction entre l'extraordinaire diversité spécifique et la forte homogénéité morphologique du genre *Inga*, le seul parmi les *Ingeae*, de surcroît, à être resté confiné à la forêt tropicale humide.

Ainsi que l'a écrit STEBBINS (1974 : 159), même si « les régions climatiquement intermédiaires peuvent être considérées comme des laboratoires dans lesquels le plus grand nombre de complexes adaptatifs nouveaux de groupes végétaux sont apparus », cela « ne signifie pas cependant que la spéciation cesse lorsqu'un groupe devient pleinement adapté à des habitats hautement favorables. Beaucoup de grands genres, comme *Ficus*, *Miconia*, *Inga*, (...) apparaissent exclusivement dans de tels habitats ».

Source : MNHN, Paris

En ce qui concerne les centres de diversification secondaire, les variations du paléoclimat et la formation d'îlots forestiers « refuges » ont certainement joué le même rôle pour la spéciation des *Inga* que pour celle de beaucoup d'autres groupes végétaux ou animaux. Mais seule une meilleure connaissance de toutes les espèces du genre, de leur phylogénie et de leur distribution géographique permettra d'écrire leur histoire biogéographique probable.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

TRAITEMENT SYSTÉMATIQUE DES ESPÈCES GUYANAISES DU GENRE *INGA*

Remarques préliminaires :

1. les espèces sont regroupées dans les taxons infragénériques reconnus par BENTHAM (1875) ou LEÓN (1966) (cf. tabl. 1 p. 9), et présentées par ordre alphabétique à l'intérieur de chaque section ou série.

2. Les descriptions ont été effectuées à partir du seul matériel provenant de Guyane française, sauf indication contraire ; les variations observées sur des spécimens provenant d'autres régions sont indiquées le cas échéant ; les dimensions sont données pour la plante adulte fertile ; 3 paramètres sont utilisés pour la description des fleurs : Lc = longueur du calice, LC = longueur de la corolle, Ls = longueur du tube staminal ; la plantule (stade 2 feuilles) et le jeune plant sont décrits lorsqu'ils sont connus (*i.e.*, qu'ils ont été cultivés à partir de graines bien identifiées : cf. PONCY, 1984)

3. Clés : deux clés sont proposées à la fin de ce chapitre, l'une pour les fruits, l'autre pour les formes juvéniles.

INGA Miller, Gard. Dict. Abridg. 4, 2 (1754)

Scopoli, Introd. Hist. Nat. 298 (1777)
Willdenow, *in* L., Sp. Pl. 4 : 1012 (1806)
De Candolle, Prodr. 2 : 432 (1825)
Bentham, Hook., Lond. J. Bot. 5 : 577 (1845)
Bentham, Trans. Linn. Soc. 30 : 601 (1875)
Pittier, Contr. U. S. Nat. Herb. 18 : 173 (1916)
León, Ann. Miss. Bot. Gard. 53 : 265 (1966)

Amosa Neck., Elem. 2 : 459 (1790)
Torealia Nor., Verh. Batay. Gen. 5, (4), 4 (1790)
Ingaria Rafin., Sylva Tell. 119 (1838)
Feuilleea Kuntze, Rev. Gen. Pl. 1 : 182 (1891), *p. p.*

Espèce-type : *Inga vera* (L.) Willd., Sp. Pl. 1010 (1806)
(*Mimosa vera*) L., Sp. Pl. (1498)

Source : MNHN, Paris

Sect. *Bourgonia* Benth.

Inga alata R. Ben.
Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 27 : 198 (1921)
TYPE : Mélinon n° ♀ (P !)

Arbre moyen à grand (jusqu'à 30 m × 60 cm) ; rhytidome clair, gris jaunâtre, lenticelles brun rougeâtre, élargies transversalement, serrées ; rameaux glabres, anguleux, avec de nombreuses lenticelles rondes.

Feuilles (3)4(5) juguées ; stipules polymorphes, lancéolées à spatulées ou rhomboïdes, 6-♀ × 2-4 mm, glabres ou légèrement pubescentes, striées longitudinalement, caduques ; pétiole 2-4 cm, nu à ± largement ailé (aile triangulaire) ; rachis 8-12 cm (chaque segment 2,5-4 cm) pourvu d'expansions ailées larges de 3-6 mm, obtuses ou rhomboïdes ; glandes orbiculaires ou ovales, à bord épais, très saillantes, sessiles ou faiblement stipitées, de ∅ = 1,5-2 mm ; folioles lancéolées [4-7 × 2,5-3 cm (paires inf.) à 10-18 × 3,5-7 cm (paires sup.)], acuminées, à base atténuée peu asymétrique ; limbe membraneux, ± gaufré, glabre sur les 2 faces ou légèrement pubescent face inf. ; jeunes feuilles à limbe vert ou légèrement rougeâtre, ± pubescentes, à glandes rougeâtres à bords épais, sans plage centrale claire.

Inflorescences : épis groupés par 3-5 à l'aisselle des feuilles ou portées par un rameau court à feuilles atrophiées de 4-5 cm de longueur ; pédoncule grêle, long de 1-3,5 cm, glabre ou tomenteux ; rachis 1-1,5 cm portant 30 à 50 fleurs très serrées ; bractées très réduites (≤ 1 mm), écailleuses, spatulées, recourbées, persistantes ; fleurs sessiles, glabres ou à tomentum très ténu ; calice tubuleux (Lc = 1-2 mm), à lobes réguliers très courts ; corolle infundibuliforme (LC = 5-7 mm) à lobes pointus de 1-2 mm ; Lc/LC ≈ 1/5 ; tube staminal non exsert ou peu exsert.

Gousse droite, 15-25 × 2,5-3,5 cm, glabre, plate, mucronée, verte à maturité ; marges peu élargies (2-3 mm) ; faces ridées transversalement ; graines non contiguës, ± saillantes ; pulpe peu abondante ; cotylédons verts, 1,5 × 1 cm.

Plantule (pl. V-2, VII-6) généralement glabre ; feuilles 1 et 2 opposées, unijuguées ; stipules laciniées de L = ± 5 mm ; glandes orbiculaires de ∅ ≤ 1 mm ; pétiole long de env. 2 cm, largement ailé (1 cm ou +), à bords ondulés ; folioles elliptiques (L = ± 2 cm), à bords ondulés, à base fortement asymétrique (bord interne concave) ; extrémité aiguë ou légèrement cuspidée.

Jeune plant : au stade des premières feuilles 4-juguées (d'ordre 15-20), les stipules lancéolées atteignent env. 15 × 5 mm ; les glandes présentent l'aspect et la taille caractéristique de l'adulte après la 10e feuille ; feuilles juvéniles vertes ou rougeâtres (glandes et limbes).

Remarque : les jeunes plants de *I. alata* et de *I. pezizifera* sont semblables avant la 10e feuille ; jusqu'à ce stade, les deux espèces sont indiscernables.

Habitat : bord des cours d'eau ; forêt dense.

Distribution géographique : espèce connue seulement en Guyane française.

Remarques : (1) *I. alata* est facilement confondue avec *I. pezizifera* ; elle s'en distingue essentiellement par la morphologie des fruits et des glandes ; (2) *I. alata* est très proche de l'espèce péruvienne *I. chartacea*, mais les fleurs de cette dernière sont plus grandes.

Matériel étudié : Benoist s.n., St-Jean-du-Maroni (st.), 12. 5. 1921 ; Cremers 4586, Riv. Tampoc (fl.), 1.4.1977 : Grenand 716, Trois-Sauts (fr.), 4.2.1975 ; Jacquemin 1♀64, Trois-Sauts (fl.) 19.3.1976 ; Lescure 508, Trois-Sauts (st.), 9.11.1974 ; Mélinon 8, rég. de St-Laurent (fl.), 1845 (type) ; Oldeman B-3199, Haut Oyapock (fl.), 13.5.1970 ; Poncy 124, Riv. Arataye (fl.), 13.10.1978 ; 220, Riv. Arataye (fr.), 14.11.1978 ; Sastre 4♀30, Riv. Arataye (fl.), 24.4.1976.

Inga alba (Sw.) Willd.
in L., Sp. Pl. 4 : 1013 (1806)
Mimosa alba Swartz, Fl. Ind. Occid. 2 : 976 (1800)
TYPE : Von Rohr, Cayenne (BM !)

Source : MNHN, Paris

Vahl (M.), 1807 — Eclog. Am. 3 : 31
Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. Lond. 30 : 610
Bentham (G.), 1876 — *in* Mart., Fl. Bras. 15 (2) : 474, Pl. 126
Pittier (H.), 1916 — Contr. U.S. Nat. Herb. 18 : 182
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle, Fl. Surin. 2 (2) : 304
Macbride (F.), 1943 — *in* Fl. Peru, Field Mus. Bot. Ser. 13 (3) : 14
Bena (P.), 1960 — Ess. Forest. Guyane : 79-82
Cavalcante (P.), 1972 — Fr. Comest. Amazonia, *in* Pap. Av. Mus. Goeldi 67, fig. 29

Inga fraxinea Willd. *in* L. Sp. Pl., 4 : 1019 (1806)
Mimosa fraxinea Poiret, Dict. Suppl. 1 : 44 (1810)
Inga thyrsoidea Desv., J. Bot. 1 : 71 (1814) (type Desvaux s.n., P !)
I. spruceana Benth., Hook. J. Bot. 2 : 239 (1840) (type Spruce 246, P !)
I. parviflora Sagot ex Benth., Trans. Linn. Soc. 30 : 610 (1875) (type Sagot 977, P !) *nom. in syn.*

Arbre moyen à grand, fleurissant dès 5-7 m de hauteur et pouvant atteindre 30-40 × 70-80 cm ; contreforts massifs arrondis sur les plus grands pieds, jusqu'à 1 m de hauteur ; rhytidome brun orangé ou rougeâtre, couvert de lenticelles saillantes très serrées ; écorce intérieurement rosée à rouge sombre, ou jaunâtre ; rameaux glabres ou légèrement tomenteux.

Feuilles 3(4)-juguées ; stipules droites, laciniées (5-7(10) × 1 mm), glabres, caduques ; pétiole nu à marginé, 2-4,5 cm ; rachis 6-8(10) cm, chaque segment 2-3(4) cm, marginé à faiblement ailé (jusqu'à 3 mm de largeur à l'extrémité), tomenteux ; glandes sessiles, en coupe orbiculaire ou subtriangulaire, très saillantes, aussi larges ou plus larges que le rachis (∅ = 1-2 mm) ; folioles glabres, elliptiques (paires inf. : (3)4-6 × (2)2,5-3,5 cm, paires sup. 5-10 × 3-5 cm), extrémité aiguë à faiblement acuminée, base légèrement asymétrique, obtuse à cunéiforme ; limbe papyracé à face inf. vert grisâtre.

Inflorescences axillaires groupées par 2-3, ou portées par un rameau court, tomenteux, long de (2)3-6(8) cm ; chaque feuille atrophiée, caduque, axille 2-4 épis ; pédoncule tomenteux (L = 0,5-1 cm) ; rachis ± 1 cm, portant 15-25 fleurs très serrées ; bractées écailleuses très réduites (0,5-1 mm), spatulées ; fleurs sessiles ; calice régulier tubuleux (Lc ≤ 1 mm) très faiblement denté, à pilosité hirsute éparse ; corolle tomenteuse (LC = 3-4 mm), à lobes irréguliers ; Lc/LC = 1/4 ; tube staminal longuement exsert (Ls = 10(+) mm)

Gousses (10)15-30 × 1-2 cm ; marges non dilatées (l = 2-3 mm), péricarpe mince, brunâtre, tomenteux ; graines non contiguës très saillantes, pulpe très peu épaisse, cotylédons (10)13-15 × 7-8 mm, vert sombre à brun.

Plantule : feuilles 1 et 2 opposées ; stipules réduites (L = 3 mm), laciniées ; pétiole (L ≈ 1,5 cm) faiblement ailé ; glande réduite, rouge ; folioles rougeâtres devenant vert grisâtre mat, glabres, 2-3 × 1,5 cm.

Jeune plant (pl. V-3 ; VII-3) à feuilles unijuguées jusqu'à la 8-10e ; premières feuilles 3-juguées d'ordre 10-15 ; feuilles rougeâtres, pubescentes, dressées pendant leur phase d'expansion, devenant vert grisâtre ; glandes devenant très tôt volumineuses (2-3 mm de ∅), plus larges que le rachis, aplaties ou en coupe peu profonde, rouge sombre pendant la phase d'expansion.

Habitat : forêt dense primaire ou forêt secondaire ancienne.

Distribution géographique : forêt dense d'Amazonie (Pérou et Brésil) et du Massif Guyanais, jusqu'au Venezuela.

Matériel étudié : Benoist 14, rég. de Cayenne (fl.), 19.6.1914 ; 197, Acarouany (fl.), 29.6.1914 ; 457, rég. de St-Laurent (fr. juv.), 29.12.1913 ; s.n., rég. de St-Laurent (fr.), 8.1920 ; Boom & Mori 1730, Saül (fr. juv.), 17.9.1982 ; Cremers 7541, Hte Mana (fl.), 15.8.1981 ; Desvaux 28, Cayenne (fl.) (type de *I. thyrsoidea*) ; Grenand 1412, Trois-Sauts (fl.), 25.2.1977 ; Leblond s.n., (fl.), 1792 ; Mélinon 79, St-Laurent (fl.), 1863 ; 250, St-Laurent (fl.), 1876 ; s.n., St-Laurent, 1864 ; Prévost 440, Cabassou (fr.), 19.2.1979 ; Prévost & Grenand 973, Ht Oyapock (fl.), 28.8.1980 ; S.F. 160 M, rég. de Cayenne (fr.), 3.3.1954 ; 206 M, route St-Laurent-Mana (fl.), 9.9.1954 ; 6128, Maroni (fr.), 21.3.1952 ; 7560, Crique Margot (fl.), 9.10.1956 ; 7667, St-Laurent (fr.), 14.2.1957.

Source : MNHN, Paris

FIG. 7 — Trois espèces de la Sect. *Bourgonia* Benth. — **a-f**, *Inga pezizifera* Benth. : **a**, rameau portant de jeunes inflorescences ; **b**, fruit (**a** et **b**, × 1/3) ; **c**, extrémité d'un rameau montrant les feuilles juvéniles et les stipules ; **d**, inflorescence ; **e**, fleur ; **f**, étamines ; **g-k**, *Inga auristellae* Hms : **g**, rameau fleuri ; **h**, fruit (**g**, **h**, × 1/3) ; **i**, inflorescence ; **j**, fleur, **k**, jeune bourgeon montrant les stipules ; **l-o**, *Inga bourgoni* (Aubl.) DC : **l**, rameau fleuri ; **m**, fruit (**l**, **m**, × 1/3) ; **n**, extrémité d'un axe montrant les stipules, les feuilles et les inflorescences juvéniles, les fleurs ; **o**, détail d'une portion d'axe inflorescentiel montrant les bractées.

Source : MNHN, Paris

Inga auristellae Harms (fig. 7g-k)
Notizbl. Bot. Gard. Berlin, 6 : 298 (1915)
TYPE : Ule 9426, Pérou (Rio Acre) (iso-, G !, U !)

Ducke (A.), 1922 — Arch. J. B. Rio, 3 : 58
Macbride (F.), 1943 — *in*. Fl. Peru, Field Mus. Bot. Ser. 13 (3) : 17
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle, Fl. Surinam 2(2) : 307

Arbuste ou petit arbre de sous-bois ne dépassant pas 10 m de haut, à tronc grêle de ∅ ≤ 10 cm, parfois muni de petits contreforts fins (pl. III-1) ; écorce variable, brune à grisâtre ou blanchâtre, fine ; rameaux glabres.

Feuilles 3-juguées ; stipules linéaires (L ≈ 5 mm), caduques ; pétiole (L = ± 1 cm), marginé à légèrement ailé ; rachis (L = 4-6(8) cm) ailé (l'aile atteint 4 mm de largeur sous l'insertion des folioles) ; folioles elliptiques, acuminées, à base légèrement atténuée, glabres sur les 2 faces ; paire inf. 4-6 × 1,5-2,5 cm ; paires méd. & sup. 6-9 × 2-3,5 cm ; glandes ostiolées, petites (∅ ≤ 1 mm) ; feuilles juv. rouge clair, glabres, glande rouge sombre.

Inflorescences : 1-4 épis axillaires contractés ; pédoncule grêle, 2-3 cm, rachis 1,5-2 cm, bractées réduites (L = 1,5 mm), en forme de cuiller, persistantes ; fleurs sessiles ou portées par un très court pédicelle ; calice tubuleux (Lc = 2-3 mm) portant des poils épars, à lobes réguliers effilés ; corolle (LC = 6-8 mm), glabre ; Lc/LC ≈ 1/3 ; tube staminal non ou très légèrement exsert.

Gousse de 12-20 × ± 1,5 cm, péricarpe mince et glabre, marges non dilatées, faces finement ridées ; fruit mûr vert, souple, les graines disposées de façon contiguë font légèrement saillie.

Plantule non étudiée.

Forme juvénile (observations de terrain) : pas de variation notable par rapport à l'adulte.

Habitat : sous-bois de forêt dense ; *I. auristellae* peut former localement une strate arbustive monospécifique, en forêt inondable aux abords des cours d'eau.

Distribution géographique : Guyanes, Amazonie péruvienne et brésilienne.

Matériel étudié : Aubréville 308, Bélizon (fl.), 4. 1961 ; Cremers 7562, Hte Mana (fl.), 17.8.1981 ; de Granville 131, Riv. Sinnamary (fl.), 1.5.1969 ; T. 1142, Ht Oyapock (fl.), 17.7.1975 ; 3138, Saül (fl.), 22.7.1979 ; 3264, Saül (fl., fr.), 13.1.1980 ; Grenand 938, Trois Sauts (fl.), 1.6.1975 ; Mori, Pipoly & Tavakilian 15370, Saül (fr.), 25.3.1983 ; Oldeman T. 85, Ht. Approuague (fl.), 10.8.1968 ; T. 577, Ht Oyapock (fr.), 25.4.1970 ; B. 1787, Ht Approuague (fl.), 10.8.1968 ; B. 2214, Approuague (fr.), 25.11.1969 ; B. 4166, Saül (fr.) 29.10.1971 ; Poncy 136, Riv. Arataye (fl.), 21.10.1978 ; 219, Riv. Arataye (fr.), 14.11.1978.

Inga bourgoni (Aubl.) DC (fig. 7, l-o)
De Candolle, Prodr. 2 : 434 (1823)
Mimosa bourgoni Aubl., Hist. Pl. Guy, Fr. : 941, t. 358 (1775)
TYPE : Aublet, Cayenne (BM !)

Ducke (A.), 1922 — Arch. J. Bot. Rio. 3 : 54
Thomson (J. Mc L.), 1931 — Publ. Hartl. Bot. Liverpool, 7 : 48, fig.
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle, Fl. Surin. 2 (2) : 309

Inga assimilis Miq., Linnaea 19 : 130 (1847) (type Kappler 1690, P !)

Arbre moyen ou petit ; écorce blanchâtre à brunâtre à lenticelles nombreuses, irrégulières ; rameaux glabres.

Feuilles 3-juguées (excepté Sagot 166, fll. 4-juguées) ; stipules développées (10-15 × 2-3 mm), droites à falciformes, arrondies à l'extrémité, souvent persistantes ; pétiole court (0,5-1(1,5) cm), parfois réduit au pulvinus, très légèrement marginé ; rachis marginé à ailé, 8-12 cm ; la marge s'élargit en une aile triangulaire courte à l'extrémité de chaque segment du rachis ; folioles elliptiques à oblongues, faiblement acuminées, peu asymétriques, glabres sur les deux faces ; paire inférieure 6-8 × 3-6 cm, paires

Source : MNHN, Paris

médiane et supérieure 10-14(18) × 5-8 cm ; glandes circulaires, peu saillantes, ∅ = 1 mm ; feuilles juvéniles glabres.

Inflorescences en épis axillaires isolés ou groupés par 2-3(4), parfois ramiflores ; pédoncule 0,5-1,5 cm ; rachis 2,5-4(5) cm ; fleurs (30-50 par épi) très serrées sur le rachis, bractées très réduites (L = 1 mm), élargies distalement en forme de spatules recourbées, cuspidées, persistantes ; fleurs sessiles ; calice (Lc = 1-15 mm) à lobes très courts et émoussés ; corolle (LC = ± 5 mm) en tube évasé, lobes longs de 1 mm ; calice et corolle portent des poils ténus épars ; Lc/LC = 1/4 à 1/5 ; tube staminal le plus souvent exsert, parfois pas plus long que la corolle.

Gousse de 10-12 × 2 cm, plate, glabre, à marges peu dilatées (4-5 mm), et faces ornementées de fines rides transversales ; gousse inconnue à l'état de fruit mûr frais.

Plantule et forme juvénile inconnues.

Habitat : forêt dense, bords des cours d'eau ; sporadiquement végétation secondaire.

Distribution géographique : Brésil (Pará), Guyanes, Venezuela.

Materiel étudié : Grenand 1048, Trois-Sauts (fl.), 28.6.1975 ; 1878, Bas Oyapock (fl.), 4.6.1980 ; Mélinon 129, Mana (fl.), 9. 1854 ; Oldeman T-54, Ht Approuague (fl.), 31.7.1968 ; B-1035, Riv. Comté (fl.), 14.7.1967 ; 1089, Riv. Comté (fr.), 9.2.1965 ; Prévost 206, Roura (fl.), 25.2.1978 ; Sagot 166, Acarouany (fl., fr.), 4.1857 ; Sastre & Moretti 4135, Bas Maroni (fl.), 3.5.1975 ; Sastre 5683, Riv. Arataye (fl.), 15.8.1977.

Inga marginata Willd., L., Sp. Pl. 4 : 1015 (1806), excl. syn.
TYPE : Bredemeyer, Caracas (non vu)

Kunth (G.), 1823 — Nov. Gen. & Sp. Pl., 6 : 285
Bentham (B.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 607 (1875)
Sagot (P.), 1882 — Ann. Sc. Nat. 6 (13) : 3
Pittier (H.), 1916 — Contr. U.S. Nat. Herb. 18 : 182
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle Fl. Surin. 2 (2) : 308
Macbride (F.), 1943 — *in* Fl. Peru, Field Mus. Bot. Ser. 13 (3) : 30
Standley (P. C.) & Steyermark (J. A.), 1946 — *in* Fl. Guatemala, Fieldiana Bot. 24 (5) : 39
Schery (R. W.), 1950 — *in* Fl. Panama, Ann. Miss. Bot. Gard. 37 (2) : 223, fig. 84
Thomson (J. McL.), 1931 — Publ. Hartl. Bot. Lab. Liverpool 7 : 48
León (J.), 1966 — Ann. Miss. Bot. Gard. 53 : 281

I. sapida H. B. K., Nov. Gen. Sp. Pl. 6 : 286, 1924 (non Benth.) (type Bonpland 1566, P !)
I. guayaquilensis G. Don, Gen., Hist. Dichl. Pl. 2 : 391, 1832 (type Ruiz & Pavon s.n., ; *fide* Bentham)
I. odorata G. Don, *l.c.* (type Ruiz & Pavon s.n. ; *fide* Bentham)
I. semialata (Vell.) Mart., Flora 20, 2, Beibl. 111 (1837) (type *Ic. Vell.*, pl. 5, *Mimosa semialata*)
I. excelsa Poeppig, Nov. & Gen. Sp. Pl. 3 : 78 (1845) (type Poeppig 1335, P !, G !)
I. puberula Benth. *in* Hook., Lond. Journ. Bot. 4 : 589 (1845) (type Pohl s.n. ; *fide* Bentham)
I. pycnostachya Benth., *l.c.* (type Matthews s.n. ; *fide* León)
I. leptostachya Benth., Trans. Linn. Soc. 30 : 608 (*fide* Kleinhoonte, 1940)
I. microcoma Harms, Notizbl. Bot. Gard. Berlin 6 : 30 (type : Ule 9431, Brésil, G !), *syn. nov.*

Arbre moyen à grand ; écorce brun rougeâtre à fines lenticelles suborbiculaires ; rameaux grêles, glabres ou très faiblement tomenteux.

Feuilles glabres, 2-juguées ; stipules rubanées (4 × 1,5 mm), enveloppantes, mucronées, très rapidement caduques ; pétiole (L = (0,5)1(2) cm) marginé ; rachis (L = (2,5)3-4 cm) marginé à ailé : aile triangulaire de 3-4 mm de largeur dans sa partie distale ; glandes sessiles, circulaires (∅ = 0,5-1,5 mm) ; folioles elliptiques à oblongues, de dimensions très inégales : celles de la paire supérieure (10-15 × 4-6 cm) environ 2 fois plus grandes que celles de la paire inférieure (5-8 cm ×

Source : MNHN, Paris

1,5-3 cm) ; acumen allongé (1-2 cm), asymétrique, mucroné ; base cunéiforme asymétrique ; limbe mince, papyracé.

Feuilles juvéniles rougeâtres, glabres, brillantes, glande saillante rouge sombre.

Inflorescences : épis axillaires isolés ou groupés par 2-3, pédoncule très court (0,3-1(+) cm ; rachis allongé (L = (4)6-8 cm) portant 30-50 fleurs disposées de façon peu dense ; bractées très petites (L ≤ 1 mm) ; calice (Lc ≤ 1 mm) campanulé, à lobes irréguliers ; corolle en entonnoir (LC = (3)4 mm) ; Lc/LC = 1/4 ; tube staminal non exsert à longuement exsert (Ls = 4 à 8 mm).

Gousse sessile, mucronée, de (6)10(12) × ± 1 cm ; fruit mûr vert, de section subcylindrique ; péricarpe mince, souple, glabre ; marges non dilatées (1,5-2 mm), faces bombées, lisses à très finement ridées, graines légèrement saillantes ; graines à pulpe très peu abondante, cotylédons verts, arrondis, de ± 5 × 7 mm.

Plantule : feuilles 1 et 2 opposées ; feuilles 1 à 7 unijuguées, pétiole (L = 1-1,5 cm) légèrement ailé ; feuilles suivantes bijuguées, avec les caractères de l'adulte.

Habitat : forêt dense.

Distribution géographique : vaste, correspondant à l'aire de répartition du genre.

Remarques : (1) les variations foliaires de type 3-jugué observées au Surinam (Kleinhoonte, 1940) n'ont pas été rencontrées en G. F., où les feuilles présentent des caractères stables ; la variation porte sur les fleurs, sessiles ou pédicellées, et sur la longueur du tube staminal. (2) Le type de *I. microcoma* Hms (Ule 9431, K !), ainsi que les spécimens péruviens attribués à cette espèce que nous avons observés (Croat 19318, 20245, 20362), présentent des caractères qui s'inscrivent dans la variation de *I. marginata* ; c'est pourquoi nous plaçons la première dans la synonymie de la deuxième. (3) *I. fagifolia*, espèce voisine de *I. marginata*, très polymorphe et très largement répandue en Amérique tropicale, n'a pas encore été trouvée en Guyane.

Matériel étudié : de Granville B-4591, Saül (fl.), 16.10.1972 ; Grenand 1864, Roura (fl.), 12.7.1979 ; Mori & Boom 15029, Saül (fl.), 2.10.1982 ; Oldeman B.4179, Saül (fl.), 29.10.1971 ; Poncy 471, Riv. Arataye (fr.), 27.2.1981 ; Prévost 768, Saül (fl.), 14.9.1979 ; Sagot s.n. (fl.), Cayenne ; 6474, Fl. Maroni (fl., fr.), 28.12.1978 ; Vieillescazes 896, Riv. Arataye (fl.), 14.9.1983.

Inga pezizifera Benth. (fig. 7a-f, Pl. II-2, III-2)
Hook., Lond. J. Bot. 4 : 587 (1845)
TYPE : Schomburgk 124, Guyana (iso- P !)

Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 609
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle, Fl. Surin. 2 (2) : 302 (*I. urnifera*)
Jansen-Jacobs (M.), 1976 — *ibid.*, Add. & Corr. : 630
León (J.), 1966 — An. Miss. Bot. Gard. 53 : 288

Inga urnifera Kleinhoonte, Rec. Trav. Bot. Neerl., 22 : 414 (1925) (type Herb. Boschu 27687)
I. microstachya Brit. & Kil., Ann. N. Y. Acad. Sc. 35 : 115 (1936) (type Mutis 3633, G !)
I. subsericantha Ducke, Arch. J. Bot. Rio, 3 : 55 (1922) (type Ducke 16732, MG !) *syn. nov.*

Arbre moyen atteignant en forêt dense 25-30 m × 30-40 cm ; en bordure de cours d'eau ou en végétation secondaire, il présente une forme étalée à troncs multiples ; écorce brun clair à ocre, lenticelles claires nombreuses ; rameaux glabres.

Feuilles 3-4 juguées ; stipules développées, linéaires à rhomboïdes (6-8 × 2 mm), caduques ; pétiole et rachis épais ; pétiole (L = 2-3 cm) nu ; rachis (L = (6)10-15 cm, chaque segment 2,5-4 cm), nu à marginé ; glandes (pl. II-2) volumineuses, en coupe circulaire à réniforme, saillantes, à bord épais, souvent plus larges que le rachis (∅ = 3-5 mm) ; folioles elliptiques, 9-12 × 4-6 cm (paires inf.) à 10-17 × 5-7 cm (paires sup.) ; base arrondie, asymétrique ; extrémité aiguë à faiblement acuminée ; limbe fréquemment gaufré, glabre, brillant.

Feuilles juvéniles vert clair, légèrement pubescentes, caractéristiques par l'important développement des acumens, des glandes et du mucron terminal.

Inflorescences en épis axillaires ou portés par un rameau latéral court à feuilles atrophiées ;

Source : MNHN, Paris

pédoncule court (1,5-2,5 cm), rachis ≈ 1 cm ; portant 25-40 fleurs très serrées ; bractées écailleuses réduites (L ≤ 1 mm), persistantes ; fleurs sessiles ou portées par un court pédicelle ; calice (Lc = 1 mm) et corolle (LC = 5-6 mm) tubuleux, à dents très courtes, faiblement pubescents ; Lc/LC ≈ 1/5 ; tube staminal non ou très légèrement exsert (Ls = 6-7 mm).

Gousse de 15-25 × 3-4 cm, plate ; péricarpe vert sombre à maturité, moyennement rigide ; marges peu dilatées ; faces finement ridées obliquement à presque lisses, graines légèrement saillantes ; cotylédons verts de 3 × 1 cm environ.

Plantule et forme juvénile (pl. 11-2) : feuilles 1 et 2 opposées ; les feuilles 1 à 4-6, unijuguées, ont un pétiole ailé (L = 1/3 de la longueur des folioles), à bords ondulés, une glande orbiculaire peu développée, des stipules réduites, laciniées (L = 1-2 mm) ; sur les feuilles suivantes (pl. VII-7) (2-juguées à partir de la 5-7e ; 3-juguées à partir de la 8-10e), l'aile du pétiole disparaît progressivement, les glandes et stipules acquièrent leur aspect caractéristique ; limbe foliolaire glabre, brillant, gaufré.

Habitat très varié : forêt primaire ou secondaire ; recrû forestier (sur sol humide) ; végétation secondaire et ripicole.

Distribution géographique : Amérique centrale, Venezuela, Guyanes, Amazonie brésilienne et péruvienne.

Matériel étudié : Benoist 985, St-Jean du Maroni (fl.), 23.3.1914 ; 1191, ibid. (fl.), 8.5.1914 ; 1263, ibid. (fl.), 28.5.1914 ; Feuillet 902, Piste de St-Elie (fl.), 10.6.1983 ; Hladik 3091, Cabassou (fl.), 10.1979 ; Lemée s.n., Bas-Maroni (fr.), 1901 ; Mélinon 81, Maroni (fl., fr.), 1876 ; Mélinon 125, Bas-Maroni (fl.) ; Mélinon s.n., Bas-Maroni (fl.), 1862 ; Poncy 300, St-Laurent (fr.), 4.12.1978 ; Prévost 412, Cabassou (fl.), 1.1979 ; S.F. 6140, Maroni (fr.), 25.3.1952 ; 7314, Mana (fr.), 28.2.1956 ; 7378, Mana (fr.), 16.3.1956 ; Wachenheim 195, Bas-Maroni (fl.), 1920 ; 322, Bas-Maroni (fl.), 1921.

Sect. *Leptinga* Macbr.

Inga cinnamomea Spruce ex Benth.
Mart., Fl. Bras. 15 (2) : 470, pl. 124 (1876)
TYPE : Spruce 1651 (fl. Solimoes, Brésil, K !, P !)

Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 606
Macbride (F.), 1943 — *in* Fl. Peru, Field Mus. Bot. Ser. 13 (3) : 19
Ducke (A.), 1949 — Bol. Técn. Inst. Agron. Norte, 18 : 24
Jansen-Jacobs (M.), 1976 — *in* Pulle Fl. Surin., Add. & Corr. 2 (2) : 633
Cavalcante (P.), 1972 — Frutas Comest. Amazonia, Pap. Av. Mus. Goeldi 17 : 69, fig. 30

Arbre moyen (Boom & Mori 2399 : 22 m × 21 cm) ; tronc cylindrique à faibles contreforts ailés ; rhytidome grisâtre à brunâtre.

Feuilles 3-juguées, glabres ; stipules développées (jusqu'à 15 × 5 mm), rectangulaires à rhomboïdes, acuminées, striées longitudinalement, caduques ; pétiole (L = 2-3 cm) nu à marginé ; rachis 8-12 cm (chaque segment 4-6 cm), nu ou parfois marginé sous l'insertion des folioles ; glandes ostiolées, moins larges que le rachis ; folioles elliptiques, acuminées, de 7-10 × 3-4 cm (paire inf.) à 15-20 (+) × 5-8 cm (paires sup.) ; base légèrement asymétrique, aiguë à cunéiforme.

Inflorescences en capitules axillaires très denses, globuleux, groupés par 2-4 ; pédoncule grêle de 3-5 cm ; bractées linéaires à spatulées (L = 3-4 mm), faiblement tomenteuses ; fleurs sessiles, faiblement tomenteuses ; calice et corolle (Lc = 3-4 mm ; LC = 5-6 mm) campanulés, à lobes réguliers, courts et pointus ; Lc/LC ≈ 1/2 ; tube staminal exsert (Ls = 7-10 mm) ; étamines courtes (partie libre ≈ 5 mm).

Gousses immatures (Mori & Pipoly 15606) 11 × 3,5 cm ; faces ridées transversalement ; gousses mûres (provenant de Belém, voir remarque ci-dessous) 20-22 × 4,5 cm, marges 1-1,5 cm, section subcylindrique, faiblement arquées ; péricarpe vert brunâtre, souple, faces ridées transversalement et légère-

Source : MNHN, Paris

ment bombées au niveau des graines. Graines 10-12 par gousse, contiguës et serrées, pulpe abondante (pl. IV-5) ; cotylédons vert vif, 3,5 × 1,7 cm env. ; surface de contact entre les graines irrégulière.

Plantule (cf. PONCY, 1984, pl. I) entièrement glabre. Feuilles 1 et 2 alternes, uni-juguées ; pétiole nu de 3-4 cm ; stipules foliacées rectangulaires de 5 × 3 mm, à bord supérieur denté ; glande orbiculaire réduite (∅ ≤ 1 mm) mais saillante ; folioles elliptiques de 10-15 × 5-7 cm à acumen court.

Jeune plant (Pl. VIII-4) : premières feuilles 3-juguées d'ordre 15 à 20, avec les caractéristiques de celles de l'adulte, mais des dimensions souvent supérieures ; feuilles juvéniles (pl. VII-5) rouges, brillantes, à port retombant, glandes demeurant rouge sombre jusqu'à la fin de la croissance de la feuille.

Habitat : forêt dense.

Distribution géographique : Guyanes, Amazonie brésilienne.

Matériel étudié [Remarque : la présence de *I. cinnamomea* en Guyane française est attestée depuis peu, et elle n'y a encore été récoltée (excepté un spécimen en fruits immatures) qu'à l'état stérile. Son identification n'est cependant pas douteuse, grâce notamment à la connaissance de la forme juvénile décrite plus haut. Les descriptions des fleurs et des fruits mûrs portent, respectivement, sur des spécimens du Surinam et sur des fruits provenant du marché de Belém : les fruits sauvages ont probablement des dimensions plus réduites] — Barrier 2758, Riv. Arataye (st.), 14.3.1981 ; Boom & Mori 2399, Saül (st.), 26.10.1982 ; Mori & Pipoly 15606, Saül (fr. immat.), 13.4.1983 ; Poncy 389, Riv. Arataye (st.), 4.3.1981 ; 374, ibid. (plantule) ; 420, 445, 551..., ibid., Riv. Arataye (st., juv., 3.1981).

Inga fanchoniana Poncy
Bull. Mus. nat. Hist. natn. Paris, 4e sér., 5, sect. B, Adansonia, n° 1 : 103-107, 1983

La description de cette nouvelle espèce, récemment publiée, ne sera pas reprise ici. Rappelons que, par son inflorescence cespiteuse, elle se rapproche de la sect. *Leptinga* à laquelle nous la rattachons ; il s'agit d'une espèce originale par ses feuilles 4-juguées dont la glande distale manque, par ses inflorescences ramiflores, et surtout par son fruit volumineux, enroulé en spirale et de couleur orangée à maturité.

Matériel étudié : en plus du matériel cité dans la diagnose, citons 2 spécimens florifères récemment récoltés : Prévost 1631, Piste de St-Elie, Km 17,5 (fl.), 19.9.1984, échantillon provenant du même pied que l'holotype ; Prévost 1648, Piste de St-Elie (fl.), 30.9.1984 ; échantillon provenant de la même localité que le type.

Inga heterophylla Willd.
L., Sp. Pl., 4 : 1020 (1806)
TYPE : Hoffmannsegg s.n., Brésil (non vu)

Grisebach (A.), 1864 — Fl. West Indies : 227
Bentham (G.), 1876 — *in* Mart., Flora Bras., 15 (2) : 465, pl. 122
Britton (N. L.) & Killip (E. P.), 1936 — Ann. N. Y. Acad. Sc. 35 : 113
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle, Fl. Surin. 2 (2) : 295
Macbride (F.), 1943 — *in* Fl. Peru, Field Mus. Nat. Hist. 13 (3) : 24
Schery (R. W.), 1950 — Ann. Miss. Bot. Gard. 37 : 194
Leòn (J.), 1966 — *Ibid.* 53 : 349
Cavalcante (P.), 1972 — Frutas Comest. Amaz., Pap. Av. Mus. Goeldi 17 : 74-75, fig. 32

Mimosa parae Poir. *in* Lam., Encycl. Suppl. 1 : 44 (1810)
Inga umbellata G. Don, Gen. Syst. : 391 (1832) (*fide* Bentham)
I. protracta St., Flora 26 : 758 (1843) (type Hostmann & Kappler 1194, iso-, P !)
I. stenocarpa Spr. ex Benth., Trans. Linn. Soc. 30 : 603 (1875) *nom. nud. in syn.*
I. vouapaefolia Spr. ex Benth., *ibid.*, *nom. nud. in syn.*
I. mapiriensis Pitt., Contr. U. S. Nat. Herb. 18 : 174 (1816) (type Buchtien 1768 ; *fide* Leòn).

Source : MNHN, Paris

Arbuste ou petit arbre ; rameaux grêles, glabres, à petites lenticelles.

Feuilles 2-3-juguées ; stipules linéaires, réduites (L = 1,5-3 mm), généralement persistantes ; pétiole marginé (L = 0,5-1 cm), rachis marginé composé de 1 ou 2 segments de L = (0,5)1(1,5) cm ; glandes orbiculaires généralement stipitées (pédoncule jusqu'à 1 mm de longueur), rarement sessiles ; folioles lancéolées, acuminées, petites : 1,5-3 × 0,5-1,5 cm (paire inf.) à 2,5-5 × 1,5-2 cm (paire(s) sup.) ; limbe glabre, lisse sur les deux faces.

Inflorescences : épis très contractés ou capitules axillaires, 1(2) par aisselle ; pédoncule grêle de 1-2(2,5) cm ; rachis 2 à 5-7 mm, portant 30-40 fl. très serrées ; bractées réduites à des écailles recourbées, L ≈ 1 mm ; fleurs portées par un fin pédicelle (L = 5-7 mm) ; fleur glabre, calice (Lc = 1 mm) régulier, à dents à peine marquées ; corolle (LC = 5 mm), striée longitudinalement, dents ≤ 1 mm ; Lc/LC = 1/5 ; tube staminal (Ls = 7-8 mm) légèrement exsert.

Gousse glabre de 7-12 × 1-1,5 cm, mucronée ; péricarpe mince ; marges non dilatées (≤ 1 mm), faces ornementées de fines rides réticulées ; graines saillantes, contiguës (fruit mûr frais inconnu).

Plantule, forme juvénile inconnues.

Habitat : forêt dense ou secondarisée sur sol sablonneux, en région côtière : en Guyane, cette espèce a été rencontrée exclusivement dans la région de Saint-Laurent-du-Maroni.

Distribution géographique vaste : de Panama et Trinidad au Brésil central et du NE.

Matériel étudié : Benoist 1081, St-Jean (fl.), 20.11.1914 ; Mélinon 394, St-Laurent (fl.), 1862 ; 485, ibid. (fl.), 1862 ; s.n., ibid. (fl.), 1864 ; Richard s.n. (fl.) ; S.F. 7430, Mana (fl.), 31.3.1956 ; 7433, Mana (fl.), 3.4.1956 ; 7894, St-Laurent (fr. immat.), 9.1961 ; s.n., St-Laurent (fr.), 5.8.1948 ; Wachenheim 52, Maroni (fl.) ; 312, Maroni (fl.).

Inga huberi Ducke (fig. 8a-c)
Arch. J. Bot. Rio 3 : 49 (1922)
TYPE : Huber 2050, Brésil (MG !)

Ducke (A.), 1930 — Arch. J. Bot. Rio 5 : 120
Sandwith (N. Y.), 1931 — Kew Bull. : 369
Jansen-Jacobs (M.), 1976 — *in* Pulle, Fl. Surin., Add. & Corr. 2 (2) : 633

Arbre moyen (20-30 m × 30-35 cm) ; tronc irrégulier, rhytidome finement grenu, brun à noirâtre ; rameaux brun grisâtre sombre, pourvus de lenticelles claires irrégulières, tomenteux dans les parties jeunes.

Feuilles bijuguées ; stipules linéaires (L = 6-8 mm), persistantes ; pétiole (1-1,5 cm) et rachis (3-4 cm) robustes, lignifiés, pourvus de lenticelles, non ailés mais aplatis en triangle sous l'insertion des folioles ; glandes en coupe très saillante, celle de la paire inf. ovale, large de 2-3 mm, celle de la paire sup. orbiculaire, plus petite ; folioles elliptiques à oblongues (paire inf. 9-12 × 3-5 cm ; paire sup. 15-20 × 5-8 cm) ; base aiguë à cunéiforme ; extrémité aiguë, apiculée ; limbe glabre sur les deux faces, lisse, coriace, vert sombre brillant.

Inflorescences : [Le matériel de Guyane française ne comportant pas de fleurs matures, inflorescences et fleurs sont décrites d'après des spécimens du Surinam] : capitules axillaires isolés ou groupés par 2-3 ; pédoncule épais, de longueur variable (3-6 cm), tomenteux ; bractées réduites en forme d'écaille spatulée recourbée (L ≈ 1 mm) ; capitules de 20-30 fleurs portées par un pédicelle de 1-1,5 mm ; calice (Lc = 2-2,5 mm) campanulé à 5 lobes réguliers très courts, tomenteux ; corolle (LC = 8-10 mm) infundibuliforme, glabre dans sa partie inférieure, à lobes triangulaires de 1-2 mm, pubescents ; Lc/LC = 1/4 ; tube staminal (Ls = 10-12 mm) légèrement exsert.

Gousse large et plate (20-30 × 4-6 cm), irrégulière, généralement droite, à contours irréguliers, asymétrique à l'extrémité ; péricarpe du fruit mûr vert grisâtre, rigide ; marges légèrement dilatées (0,5-1 cm) ; faces ornementées de rides obliques épaisses et de granulations irrégulières ; graines non contiguës, disposées obliquement, pulpe peu abondante ; cotylédons 1,5-2 × 1 cm, blanchâtres à violacé clair.

Plantule grêle ; feuilles 1 et 2 opposées, unijuguées ; stipules aussi grandes ou plus grandes que

Source : MNHN, Paris

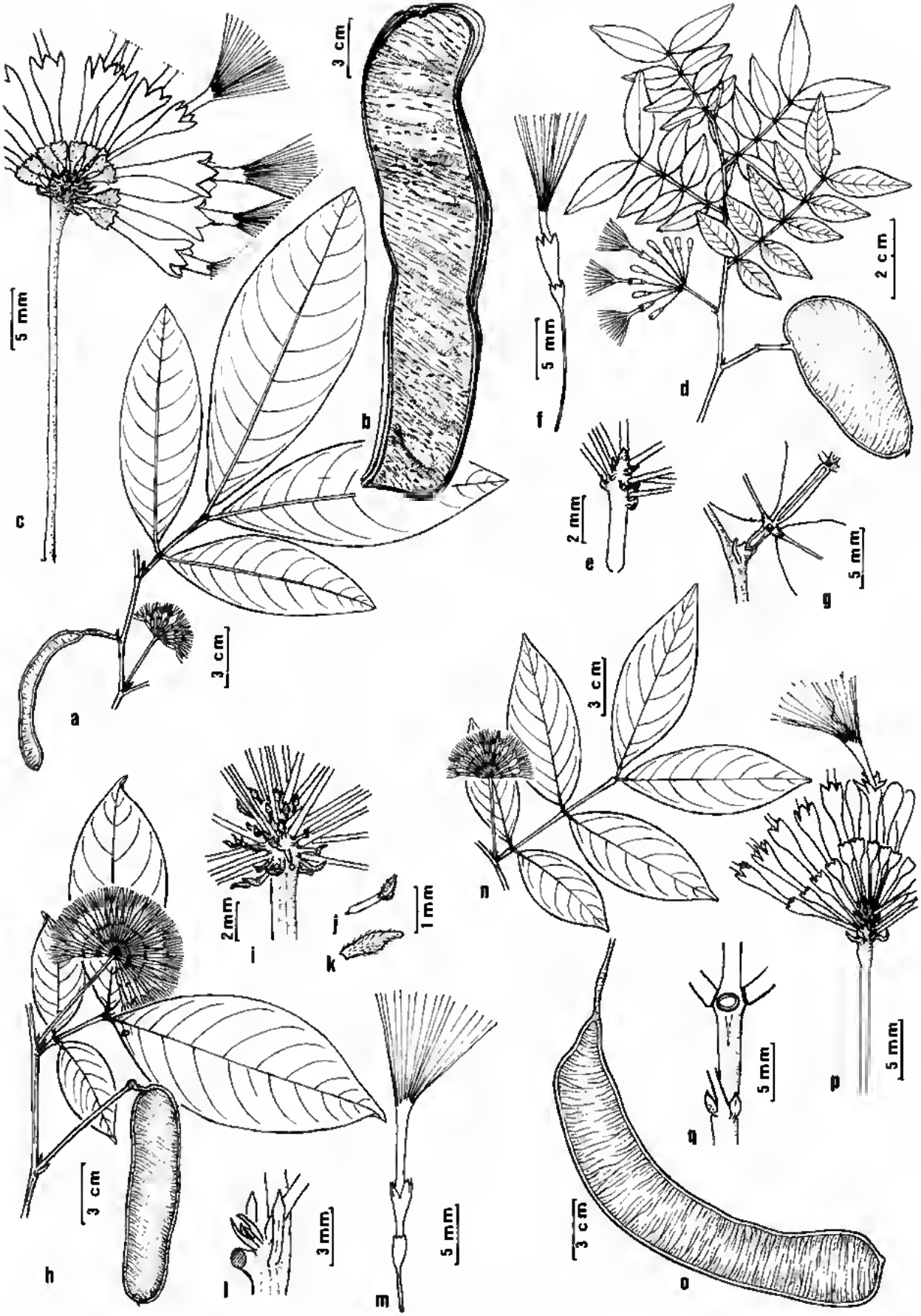


FIG. 8. — Quatre espèces de la Sect. *Leptinga* Macbr. — **a-c** *Inga huberi* Ducke : **a**, rameau feuillé portant une inflorescence et un jeune fruit ; **b**, fruit mûr (**a**, **b**, × 1/3), **c**, inflorescence ; **d-g**, *Inga virgultosa* (Vahl) Desv. : **d**, rameau portant inflorescence et fruit mûr (× 2/3) ; **e**, axe inflorescentiel montrant les bractées ; **f**, fleur ; **g**, détail de la base de la feuille, montrant une stipule ; **h-m**, *Inga sertulifera* DC : **h**, rameau portant inflorescence et fruit mûr (× 1/3) ; **i**, extrémité de l'axe inflorescentiel montrant les bractées ; **j**, bractée normale ; **k**, bractée de la base du capitule ; **l**, détail d'un entre-nœud montrant les stipules ; **m**, fleur ; **n-q**, *Inga paraensis* Ducke : **n**, rameau florifère ; **o**, fruit (**n**, **o**, × 1/3) ; **p**, inflorescence ; **q**, détail de la base de la feuille montrant les stipules.

Source : MNHN, Paris

celles de l'adulte (8-10 × 1-2 mm), linéaires à lancéolées, effilées à l'extrémité ; pétiole aplati mais non ailé ; folioles allongées étroites (3-5 × 1-2 cm), limbe coriace vert sombre brillant.

Habitat : forêt dense.

Distribution géographique : Surinam, Guyane française, Pará.

Matériel étudié : Mori & Pipoly 15593, Saül (fr.), 12.4.1983 ; Oldeman 3236, Saül (fl. juv.), 12.9.1971 ; Poncy 234, Riv. Arataye (fr.), 18.11.1978 ; 586, Riv. Arataye (fr. juv.), 26.8.1983 ; Wachenheim 6, rég. de St-Laurent (st.), 1921 [les récoltes effectuées en forêt de la Riv. Arataye, où *I. huberi* est localement abondante, ont permis de proposer la première description précise du fruit de cette espèce].

Inga lateriflora Miq.
Linnaea, 19 : 131 (1847)
TYPE : Hostmann 1691, Surinam (iso-, P !)

[Bien qu'elle n'ait fait l'objet d'aucune récolte fertile en Guyane française, nous mentionnerons rapidement cette espèce, dont la présence est attestée en Guyana, au Surinam et au Pará, et à laquelle semblent appartenir quelques spécimens stériles guyanais].

Espèce très voisine de *I. heterophylla*. Elle s'en distingue par : des feuilles à folioles plus nombreuses (3-5(6) paires), un peu plus grandes, des glandes plus larges, orbiculaires et sessiles, un rachis plus large (*i.e.*, légèrement ailé), des inflorescences souvent ramiflores, des fleurs à pédicelle court (0,1-0,3 mm). Le fruit (cf. Spruce 1023) ressemble également beaucoup à celui de *I. heterophylla*, mais les graines sont plus espacées, et saillantes. Toutefois le spécimen F. 2433 (provenant de Guyana, K !), dont la partie florifère est tout à fait conforme au type, a des gousses plus grandes (env. 20 × 2 cm) et jaune clair à maturité.

Habitat : forêt primaire.

Matériel étudié : Boom & Mori 2358, Saül (st.), 23.10.1982 ; Poncy 369, 432, 494, Riv. Arataye (st.), 1978, 1981.

Inga paraensis Ducke
Arq. J. Bot. Rio 4 : 12 (1925)
TYPE (LECTO-) Ducke 16698, Brésil (K !)

Arbre moyen à grand (jusqu'à 30 m × 50 cm) ; rhytidome brun rougeâtre sombre, portant de fines lenticelles.

Feuilles glabres, (2)3-juguées ; stipules (L = 2-3 mm) lancéolées, persistantes ; pétiole (L = ± 1 cm) et rachis (L = 5-7 cm) nus, aplatis en triangle sous l'insertion des folioles ; glandes circulaires ostiolées (∅ = 1,5-2 mm) ; folioles elliptiques allongées (paire inf. 5-6 × 2-2,5 cm ; paires sup. 6-10 × 2,5-4 cm), à base cunéiforme ou légèrement arrondie, à extrémité aiguë ; limbe ± coriace, vert brillant sur les 2 faces.

Inflorescences : capitules de 20-25 fleurs, portés par des rameaux courts (L = ± 3 cm) axillaires (1-2 par aisselle) ; pédoncule glabre, L = 4-5 cm ; bractées triangulaires acérées (L = 1-2 mm) ; fleur portée par un pédicelle de 4-5 mm ; calice tubuleux (Lc = 1,5 -2,5 mm), à 5 lobes réguliers à peine marqués, très courts ; corolle LC = 8-10 mm) tubuleuse, bord des lobes pubescent ; Lc/LC = 1/4 ; tube staminal exsert (Ls = 10-12 mm).

Gousse pédonculée de 15-25 × 3-4 cm, plate, droite ou arquée, mucronée ; péricarpe épais, ligneux, glabre ; marges peu dilatées (± 5 mm), portant des lenticelles allongées ; faces finement striées, presque lisses ; fruit mûr frais inconnu.

Plantule et forme juvénile inconnues.

Habitat : forêt dense primaire.

Distribution géographique : Surinam, Guyane française, Pará.

Matériel étudié : Aubréville 253, St-Laurent (fl.), 15.4.1961 ; Grenand 143, Trois-Sauts (fr.), 3.4.1974 ; Jacquemin 1517, Trois-Sauts (fr.), 4.3.1975 ; Lescure 528, Trois-Sauts (fr.), 4.4.1975 ; Olde-

Source : MNHN, Paris

man B 2278.A, Bas Approuague (fr.), 1.3.1969 ; S.F. 3766, rég. de Cayenne (fl.) 4.1961 ; 7539, rég. de St-Laurent (fl.), 22.8.1956.

Remarques : Le lectotype a été choisi parmi les 2 spécimens que nous avons pu observer sur les 4 cités par Ducke dans sa description de l'espèce ; c'est le seul qui possède un fruit.

Inga sertulifera DC (fig. 8h-1 ; pl. IV-1, 2 ; V-7 ; IX-1, 2)
Prodr. 2 : 436 (1825)
TYPE : Stoupy, Cayenne (Herb. Juss. n° 14523, P !)

Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 603
Bentham (G.), 1876 — *in* Mart., Fl. Bras., 15 (2) : 466
Sagot (P.), 1882 — Ann. Sc. Nat. 6 (13) : 328
Pittier (H.), 1916 — Contr. U.S. Nat. Herb. 18, pl. 86 (photo, sans descr.)
Macbride (F.), 1953 — *in* Fl. Peru, Field Mus. Bot Ser. 13 (3) : 20 (*I. coriacea*)
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle, Fl. Surin. 2 (2) : 297 (*I. coriacea*)

Mimosa coriacea Pers., Ench. 2 : 262 (1807)
Inga coriacea (Pers.) Desv., J. Bot. 3 : 71 (1814), non Willd.
Inga leptopus Benth., Hook. Lond. Journ. Bot. 4 : 580 (1845) (type Poeppig 2145, G !)
Inga jenmani Sandw., Kew Bull. (1931) : 368 (type Sandwith 187, K !), *syn. nov.*

Petit arbre ; rhytidome gris ou blanchâtre à lenticelles nombreuses, claires ; rameaux épais, irréguliers, glabres.

Feuilles 2-juguées ; stipules longues (L = 0,8-1,5 cm), rubanées, droites ou courbes, persistantes ; pétiole (L ≤ 1 cm) et rachis (L = 1,5-3 cm) courts, marginés, glabres ; mucron terminal souvent persistant ; glandes sessiles, saillantes : celle de la paire inf. triangulaire ou irrégulière ; celle de la paire sup. circulaire (∅ = 1-2,5 mm) ; folioles elliptiques allongées, celles de la paire sup. (10-16 × 5-7 cm) 2 fois plus grandes que celles de la paire inf. (4-7 × 2,5-3,5 cm), à base cunéiforme, à extrémité aiguë, naviculaire, apiculée ou non, à limbe glabre, épais, coriace, lisse et brillant sur les deux faces (face inf. + claire, nervures non saillantes).

Inflorescences : capitules axillaires de 20 à 30 fleurs, le + souvent isolés ; pédoncule grêle et allongé (5-7 cm), fleurs portées par un pédicelle de 4-5 mm ; bractées minuscules (L ≤ 1 mm) à extrémité élargie en forme de cuiller ; la base du capitule porte 2-3 bractées nettement plus grandes ; calice (Lc = 2,5-3 mm) en tube, à lobes réguliers très courts ; corolle (LC = 8-10 mm) ; Lc/LC = 1/4 à 1/3 ; tube staminal longuement exsert (Ls = 15-18 mm).

Gousse (pl. IV 1,2) 10-15 (+) × 2,5-3 cm, droite, mucronée ; à maturité, sect. cylindrique, péricarpe jaune vif, mince, souple, brillant ; marges larges de 0,3-0,5 cm ; faces ornementées de fines rides réticulées ou presque lisses ; graines étroitement accolées, cotylédons noirs, de 1-1,5 × 0,5-0,8 cm.

Plantule : épicotyle légèrement pubescent ; feuilles 1 et 2 opposées ; pétiole muni d'une aile triangulaire de ≈ 1 cm ; folioles de env. 5 × 2 cm, glabres, lisses, brillantes.

Jeune plant (pl. V-7) à feuilles 1-juguées jusqu'à la 10-12e ; les 4 folioles des premières feuilles 2-juguées sont de même taille et peuvent atteindre 20 cm de longueur, plus étroites que celles de l'adulte et à acumen plus marqué ; stipules et glandes, réduits sur la plantule, se différencient à partir de la 15e feuille de l'axe primaire ; port des jeunes feuilles dressé.

Habitat essentiellement ripicole ; cette espèce se rencontre sporadiquement en végétation secondaire, en terrain humide.

Distribution géographique : Venezuela, Guyanes, Amazonie brésilienne et péruvienne.

Matériel étudié : Aubréville 311, Riv. Comté (fl.), 4.1961 ; Benoist 1114, St-Jean (fr.), 23.4.1914 ; Cremers 5851, J. B. Cayenne (semis de Oldeman 1213) (fl.), 9.7.1979 ; 7538, Riv. Mana (fl.), 15.8.1981 ; Deward 165, Riv. Sinnamary (fr. immat.), 3.1.1972 ; Gabriel s.n., 1802 (G !) ; Grenand 466, Trois-Sauts (fl.), 29.7.1974 ; Hallé 745, Riv. Mana (fl.), 1.9.1962 ; 2699, Riv. Mahury (fr.), 20.2.1978 ; Jacquemin 1859, Trois-Sauts (fr.), 18.3.1976 ; Leprieur 56 (fl.), 1835 ; 344 (fl.), 1834 ; Mélinon 152, Mana (fl.), 10.1854 ; Poiteau s.n. (G !) ; Poncy 192, Riv. Arataye (fr.), 29.10.1978 ; 287,

Source : MNHN, Paris

Iracoubo (fl., fr. immat.), 3.12.1978 ; Perrottet 182 (fl.), 1820 ; Rech 79, Maroni (fl.), 1862 ; s.n. (fl.), 1863 ; Sastre 6505, Maroni (Sauts Gaa Caba) (fl.), 29.12.1978 ; Schnell 11969, Maroni (fr.), 9.9.1961 ; 12145, Riv. Grand Ouaqui (fr.), 12.9.1961 ; S. F. 4501, Riv. Mana (fr.), 30.3.1949 ; 7779, Riv. Ouaqui (fl.), 7.9.1951 ; 7805, Riv. Ouaqui (fr.), 9.1961 ; Wachenheim 54, Fl. Maroni (fl.) ; 299, Fl. Maroni (fl.), 1921.

Inga umbellifera (Vahl) Steud. ex DC
Prodr. 2, 432 (1825)
Mimosa umbellifera Vahl, Eclog. 3 : 30 (1817)
TYPE : von Rohr, Cayenne (non vu)

Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 602
Bentham (G.), 1976 — *in* Fl. Bras. 15 (2) : 463 (*I. myriantha*), 464
Pittier (H.), 1916 — Contr. U.S. Nat. Herb. 18, pl. 85 (*I. myriantha*) et pl. 87 (sans descr.)
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Fl. Peru, Field Mus. Bot. Ser. 13 (3) : 33 (*I. myriantha*), 44 (*I. umbratica*)
Uribe (L.), 1945 — Caldasia 3 : 348 (*I. myriantha*)
Schery (R. W.), 1950 — Ann. Miss. Bot. Gard. 37 : 193 (*I. myriantha*)
León (J.), 1966 — Ann. Miss. Bot. Gard. 53 : 345-346
Jansen-Jacobs (M.), 1976 — *in* Pulle, Fl. Surin., 2 (2) Add. & Corr. : 631

I. rutilans Spr. ex Benth., Trans. Linn. Soc. 30 : 602 (1875), *nom. nud. in syn.*
I. sciadion St., Flora 26 : 758 (1843) (type Hostmann 170, P !)
I. umbratica P. & E., Nov. Gen & Sp. Pl. 3 : 77, 1845 (type Poeppig 2472, G !)
I. myriantha P. & E., *ibid.* (type Poeppig, P !)
I. lawrenceana Brit. & Kil., Phytologia 1 : 23 (1933) (type Lawrence 260) (*fide* León)

Arbuste à troncs multiples, ou petit arbre (H = 5 à 10 m) ; rhytidome brunâtre avec lenticelles claires.

Feuilles 1-2 juguées, glabres ; stipules lancéolées (3 × 1 mm), tomenteuses, caduques ; pétiole (L = 1,5-2 cm) muni d'une aile triangulaire, arrondie à auriculée et large de ≈ 5 mm sous l'insertion des folioles ; glande sessile, cupuliforme, de ∅ = 2-3 mm ; rachis ailé de 2-2,5(4,5) × 0,5-0,8(1) cm ; folioles elliptiques à oblongues, acuminées à cuspidées (paire inf. : (3)5-9 × (1,5)2,5-4 cm, paire sup. (7)10-18 × (3)4-6 cm), à base cunéiforme, peu asymétrique, limbe papyracé à coriace, brillant ; rameaux jeunes tomenteux, feuilles juvéniles vertes portant des poils blanchâtres épars ; glandes larges, vertes, à plage centrale blanchâtre.

Inflorescences : capitules (portant 20-25 fleurs) généralement isolés à l'aisselle des feuilles des rameaux adultes ou des jeunes pousses ; pédoncule tomenteux, 0,5-1,5(2,5) cm, grêle ; bractées écailleuses spatulées de ≈ 2 mm ; fleurs portées par un pédicelle tomenteux, 0,5-0,8(1) cm ; calice régulier, tubuleux (Lc = 2,5-4 mm) à lobes très courts (0,5 mm), tomenteux ; corolle tubuleuse (LC = 0,7-1 cm), glabre ou faiblement tomenteuse, lobes longs de 1-2 mm ; Lc/LC = 2/5 à 1/3 ; tube staminal très peu ou pas exsert.

Gousse mûre d'aspect charnu, de section subcylindrique (7-10 × ≈ 2 cm), terminée par un long mucron (env. 5 mm) ; péricarpe lisse ou finement ridé, jaune brillant ; marges 5-8 mm ; 8-10 graines contiguës.

Plantule et forme juvénile inconnues.

Habitat : forêt basse ou forêt secondaire (sur sable ou socle granitique).

Distribution géographique : Guyanes, Amazonie brésilienne et péruvienne.

Matériel étudié : Benoist 588, rég. de St-Laurent (fr.), 20.11.1914 ; 1552, Gourdonville (fl.), 15.12.1914 ; Cremers 7465, Hte Mana, (fl.), 9.8.1981 ; Gandoger 1, Maroni, (fl.), 1891 ; 142, Maroni (fl.), 1891 ; de Granville 3005, Saül, (fl.), 3.7.1979 ; Leprieur 346 (fl.), 1838 ; Mélinon s.n., (fl.), 1864 ; Oldeman B.1282, Île de Cayenne (fl.), 1.9.1967 ; B.2437, Bas-Oyapock (fl.), 4.7.1969 ; Poncy 95, Savane Matiti (env. Kourou) (fr.), 3.10.1978 ; 147, forêt bordant la Riv. Arataye, base d'un insel-

Source : MNHN, Paris

berg (fl.), 22.10.1978 ; Sagot 959, Acarouany (fl.), 1856 ; Sastre & Moretti 4189, Iracoubo (fl.), 13.5.1975 ; Sastre 5986, Kourou, Sav. Matiti (fl.), 18.9.1977 ; Schnell 11938, Gr. Ouaqui (fl.), 8.9.1961 ; 11842, Saut Macaque (fl.), 6.9.1961 ; S. F. 6030, Maripasoula, (fl.), 6.1950 ; Wachenheim 187, rég. de St-Laurent (fl.), 20.12.1920 ; 271, ibid. (fr.), 13.7.1921 ; 378, 384, ibid. (fl.), 23.6.1921.

Inga virgultosa (Vahl) Desv. (fig. 8 d-g)
Ann. Sc. Nat. 9 : 426 (1826)
Mimosa virgultosa Vahl, Eclog. Amer. 3 : 32 (1807), Ic. 2, pl. 20
TYPE : Von Rohr, Cayenne (BM !)

Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 602
Bentham (G.), 1876 — *in* Mart. Fl. Bras. 15 (2) : 465
Jansen-Jacobs (M.), 1976 — *in* Pulle, Fl. Surinam 2(2), Add. & Corr. : 634

Arbuste ou petit arbre à tronc unique ou multiple de ∅ ne dépassant pas 10 cm ; rhytidome gris ; rameaux grêles, glabres, irréguliers verruqueux, lenticelles brunâtres.

Feuilles glabres (3)4-6(10)-juguées ; stipules filiformes très réduites (L = 1-2 mm), persistantes ; pétiole et rachis marginés ; pétiole court (± 0,5 cm), rachis 2,5-5 cm (chaque segment 0,5-1 cm) ; glandes ostiolées, arrondies ou ovales (∅ ≤ 1 mm) ; folioles petites (1 × 0,5 à 3 × 1 cm), elliptiques, acuminées, à base cunéiforme ou légèrement arrondie, asymétrique.

Inflorescences : capitules axillaires généralement isolés ; pédoncule court (± 0,5 cm) et grêle ; bractées écailleuses très réduites (O,5 à 1 mm) ; fleurs (≈ 10-15 par capitule) glabres, portées par un long pédicelle (L = 0,8-1 cm) ; calice très petit (Lc = 1 mm) ; corolle (Lc = ± 4 mm) infundibuliforme, à dents aiguës de 0,5 mm ; Lc/LC = 1/4 ; tube staminal (Ls = 7-8 mm) longuement exsert.

Gousse glabre, courte et large, très aplatie (2-5 × 2-2,5 cm), à base fortement asymétrique, mucronée. Marges non élargies (2-3 mm) ; faces lisses ou finement ridées.

Plantule : feuilles 1 et 2 opposées 3-juguées, pétiole marginé long de 1 cm ; rachis ailé (L = 2-3 cm), folioles ≈ 1,5 × 0,5 cm.

Jeune plant : feuilles comptant jusqu'à 7 paires de folioles.

Habitat : espèce de milieu très particulier, la forêt sèche de la base des inselbergs ; ailleurs, sur sol sableux ou xéromorphe en région côtière.

Distribution géographique : espèce connue dans les Guyanes seulement.

Matériel étudié : Desvaux s.n. (fl.) ; Cremers 7040, Inselberg (Haut de Crique Armontabo) (fl.), 21.2.1981 ; 7085, ibid. (fr.), 23.2.1981 ; Granville 1120, Tumuc Humac (fr.), 6.8.1972 ; 3352, Pic Matecho (fr.), 21.1.1980 ; 4161, Mt Bakra (fr.), 6.10.1980 ; Leblond 438 (fl.), 1792 ; Lemée s.n., Gourdonville (fl.), 2.1901 ; s.n., Mathoury (fr.), 2. 1901 ; Perrottet s.n., (fl.) ; Poiret s.n. (fl.) ; Sagot s.n. (fl.).

Sect. ***Pseudinga*** Benth.

Ser. *Glabriflorae* Benth.

Cette série, qui ne compte aucune espèce en Amérique centrale, n'a pas été traitée par Leôn. Elle est bien caractérisée par la glabrescence non seulement de la corolle, mais de la plante entière ; par le développement du calice ; par l'aspect du rachis d'inflorescence après la chute des fleurs.

Inga capitata Desv.
Journ. Bot. 3 : 71 (1814)
TYPE : Desvaux s.n., Cayenne (P !)

Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 611
Bentham (G.), 1876 — *in* Martius Fl. Bras. 15 (2) : 476, pl. 128

Source : MNHN, Paris

Ducke (A.), 1925 — Arq. J. Bot. Rio 4 : 15
Ducke (A.), 1930 — *ibid.* 5 : 120 (var. *latifolia*)
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle Fl. Surin. 2 (2) : 310
Macbride (F.), 1943 — *in* Fl. Peru, Field Mus. Bot. Ser. 13 (3) : 18
Cavalcante (P.), 1972 — Fr. Comest. Amaz., Pap. Av. Mus. Goeldi 17 : 73, fig. 22 (*I. falcistipula*)

I. albicans Walp., Linnaea 14 : 298 (1840) (type Blanchet 389, G !)
I. peduncularis Mart., Herb. Fl. Bras. 1095, *nomen in syn.*
I. calycina Salzm., Pl. Exs., *nomen in syn.*
I. falcistipula Ducke, Arq. J. B. Rio 3 : 56 (1922) (Lectotype Ducke 16326, P !), *syn. nov.*
I. capitata var. *latifolia* Ducke, Arch. J. Bot. Rio 5 : 120 (1930) (type Kuhlmann (H. J. B. R. 17513), P !)
I. capuchoi Standley, Trop. Woods 33 : 12 (1933) (type Capucho 398, G !) *syn. nov.*

Arbre petit ou moyen ; écorce blanchâtre ou grisâtre portant des lenticelles denses ou éparses, très saillantes ; plante complètement glabre.

Feuilles 2(3)-juguées ; stipules lancéolées, souvent falciformes (5-10 × 1-2(3) mm), à extrémité effilée, persistantes ; pétiole et rachis nus ou faiblement marginés, et canaliculés dans leur partie distale ; pétiole (< 1)1-2 cm, rachis 2,5-4 cm, portant des lenticelles ; glandes orbiculaires, ostiolées, très réduites (∅ = 1 mm) ; folioles elliptiques (paire inf. (7)9-13 × (3)4-5 cm ; paire sup. 10-17 × (4)5-6 cm) ; base aiguë, le plus souvent à bords concaves, presque symétriques ; acumen triangulaire, aigu ou mucronè ; limbe glabre sur les 2 faces, brillant, coriace.

Inflorescences : épis groupés par 2-6 à l'aisselle des feuilles adultes ; pédoncule épais, anguleux, portant des lenticelles, long de 4-6(8) cm ; rachis très court (L ≤ 1 cm), portant 25-30 fleurs très serrées ; bractées lancéolées à spatulées, à extrémité effilée (3-4 × 1mm), caduques ; calice campanulé (Lc = (5)7-8(9) mm), large (2-3 mm), à 5 lobes ± réguliers de 1-2 mm, aigus ; corolle campanulée (LC = 8-10(+) mm) ; les lobes de la corolle et du calice portent un très léger indument ; Lc/LC = 3/4 à 4/5 ; tube staminal (Ls = 10-12 mm) légèrement exsert ; après la chute des fleurs, cicatrices des fleurs et bractées très visibles, claires, saillantes.

Gousse plate, rigide, ligneuse, de 7-12 (15) × 2-3 cm, mucronée, calice ± persistant ; péricarpe ligneux, jaune clair à maturité, marges à bords arrondis, non saillantes, portant parfois de très petites lenticelles ; faces un peu grenues, très finement ridées ; 9-12 graines, contiguës ou non.

Plantule et forme juvénile non étudiées.

Habitat : forêt dense.

Distribution géographique : Brésil (jusqu'à la région de Rio), Guyanes, Venezuela.

Matériel étudié : Aubréville 358, Riv. Comté (fl.), 4.1961 ; Benoist 1520, Gourdonville (fl.), 15.12.1914 ; Desvaux s.n., Cayenne (fl.) (type) ; Granville 4791, Hte Mana (fr. immat.), 9.8.1981 ; Grenand 971, Trois-Sauts (fl.), 28.4.1975 ; Leblond s.n., Cayenne (fl.) ; Leprieur s.n., 1839 (G !) ; Mélinon s.n (fl.) ; Mori & Pipoly 15616, Saül (fr.), 14.4.1983 ; Oldeman 1447, Riv. Comté (fl., fr. immat.), 21.7.1965 ; Patris s.n. (G !) ; Poiteau s.n. (G !) ; Poncy 198, Riv. Arataye (fr.), 4.11.1978 ; 473, Riv. Arataye (fr. immat.), 27.2.1981 ; Richard s.n. (fl.) ; Sagot s.n. (fl.).

Remarques : nous incluons *I. falcistipula* Ducke et *I. capuchoi* Standl. dans *I. capitata*, car leurs caractères entrent dans la variation des spécimens guyanais de cette dernière ; il en est de même de la var. *latifolia* Ducke, dont les seules variations de dimensions foliaires nous semblent insuffisantes : il s'agit en effet d'une espèce très variable par les dimensions de tous les organes.

Inga stipularis DC
Prodr. 2 : 435 (1825)
TYPE : Patris s.n., Cayenne (G !)

De Candolle (A. P.), 1825 — Mem. Leg. 12 : 440
Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 610

Source : MNHN, Paris

Bentham (G.), 1876 — *in* Martius, Flora Bras. 15 (2) : 475, pl. 127
Sandwith (K.), 1948 — Kew Bull. 1948 : 318
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle Fl. Surin. 2 (2) : 307

Arbuste ou arbre moyen ; plante entièrement glabre ; rameaux couverts de lenticelles irrégulières verruqueuses.

Folioles (2)3-4 juguées ; stipules foliacées très développées, sessiles ou légèrement pétiolées, orbiculaires à triangulaires, plus larges que longues (1-1,5(3) × 1,5-2,5(4) cm), à extrémité arrondie ou brièvement acuminée, persistantes ; pétiole et rachis glabres, nus, à section circulaire ou subcirculaire ; pétiole 1-2 cm, rachis 6-12 cm (chaque segment 2-5 cm), mucron terminal souvent persistant ; glandes orbiculaires saillantes sessiles, (∅ = 1-2 mm), à bord épais ; folioles elliptiques ± allongées (paire inf. (3,5)5-8(10) × (2)2,5-3,5(4,5) cm ; paire sup. 8-12 (20) × 3,5-5 (6) cm) ; base cunéiforme, à bords souvent un peu concaves, presque symétrique ; acumen généralement court (± 0,5 cm), large et arrondi, parfois légèrement dissymétrique ; limbe coriace lisse, glabre sur les 2 faces ; nervures tertiaires réticulées, saillantes faces inférieure.

Feuilles juvéniles rouge sombre, glabres, brillantes.

Inflorescences : épis groupés par 2-5 à l'aisselle des feuilles adultes ou juvéniles, rarement isolés ; pédoncule épais, long de (3)4-8(10) cm ; rachis 1-2 cm, épais, portant plus de 40 fleurs très serrées ; bractées développées, linéaires ou lancéolées, parfois falciformes à la base de l'épi (6-10 × ≈ 2 mm), caduques ; fleurs sessiles ; calice tubuleux (Lc ± 4 mm) à 5 lobes aigus ± réguliers ; corolle (LC = 7-8 mm) infundibuliforme, à lobes de ≈ 1 mm ; Lc/LC = ± 1/2 ; tube staminal le plus souvent non exsert ; cicatrices des fleurs et des bractées saillantes et claires, sur le rachis.

Gousse (pl. IV-6) plate de (8)10-16(20) × 1,5-2 cm ; péricarpe un peu lignifié, moyennement rigide, vert sombre à maturité ; marges non élargies ; faces lisses, bombées à l'emplacement de chaque graine et jointives entre les graines ; 8-15 graines par gousse ; cotylédons brun-grisâtre sombre à noirs, ± 10 × 6 mm.

Plantules : feuilles 1 et 2 alternes, 1-juguées, glabres, rouge sombre devenant vertes ; stipules linéaires réduites (0,5 mm) ; folioles elliptiques étroites, 4 × 1,5 mm.

Habitat varié : sous-bois de forêt primaire, végétation secondaire et rudérale, rarement bords de cours d'eau.

Distribution géographique : Guyanes, Pará (Brésil).

Matériel étudié : Aubréville 110, rég. de Cayenne (fl., fr.), 24.3.1961 ; Benoist 645, rég. de St-Laurent (fl.), 29.6.1914 ; Descoings & Lu 20147, rég. de Cayenne (fl.), 13.1.1974 ; 20468, Iracoubo (fl.), 19.1.1974 ; Granville 1579, Saül (fl.), 27.4.1973 ; B-2443, Bas-Oyapock (fl.), 4.7.1969 ; 2562, Mt St-Marcel (fl.), 26.7.1975 ; B-5225, Ht Oyapock (fr.), 17.3.1975 ; Hallé 1011, Matoury (fl.), 29.1.1965 ; Jacquemin 2572, Mgne de Kaw (fl., fr.), 28.3.1981 ; Leblond 324 (fl.), 1792 ; Lemée s.n., Montsinéry (fr. immat.) ; Mélinon 66, Maroni (fl.), 6.1976 ; Mori & Pipoly 15617, Saül (fl., fr.), 14.4.1983 ; Oldeman T-410, Oyapock (fl.), 19.7.1969 ; T-837, Maripa (Bas-Oyapock) (fl.), 6.6.1970 ; 1275, ibid. (fl.), 18.5.1965 ; 2103, Saül (fr. immat.), 1.3.1966 ; B-3361, Bas Oyapock (fl. juv.), 3.6.1970 ; Puig 10246, Piste St-Elie (fr.), 18.2.1979 ; Sagot 1235, Cayenne (fl.), 1859 ; Sastre 1549, Tumuc Humac (fl.), 2.8.1972 ; 5525, Piste St-Elie (fl.), 19.7.1977 ; 6877, ibid. (fr.), 8.3.1980 ; S. F. 6094, St-Laurent (fl.), 30.4.1951 ; 3765, Cayenne (fl.), 4.1951 ; 3776, rég. de Cayenne (fl.), 4.1951 ; Wachenheim 69, rég. de St-Laurent (fl., fr. immat.), 1.1920 ; 91, Maroni (fl.) ; 135, rég. de St-Laurent (fl., fr. immat.), 3.1920 ; 208, ibid. (fl.), 20.12.1920 ; 311, Maroni (fl.).

Ser. *Gymnopodae* Benth.

On ne tiendra pas compte ici de la subdivision de LEÓN (v. tabl. I, p. 9) en *Multijugae* et *Punctatae*, car la seule distinction du nombre de folioles nous semble insuffisante, et ce d'autant plus que l'on trouve, chez les espèces guyanaises que nous réunissons dans cette série, des espèces à calice régulier et irrégulier ; le cas de *I. ricardorum* qui possède, comme *I. tubaeformis*, un calice nettement bilabié, devra être reconsidéré ultérieurement.

Source : MNHN, Paris

Inga acreana Harms
Notizbl. Bot. Gard. Berlin 6 : 298 (1915)
TYPE : Ule 9425, Pérou (iso-, G !)

Ducke (A.), 1922 — Arq. J. Bot. Rio 3 : 57
Ducke (A.), 1925 — *ibid.* 4 : 25
Macbride (F.), 1943 — *in* Fl. Peru, Field Mus. Bot. Ser. 13 (3) : 13
Jansen-Jacobs (M.), 1976 — *in* Pulle, Fl. Surinam 2 (2), Add. & Corr. : 636

Arbuste ou petit arbre ; rameaux glabres à lenticelles allongées.

Feuilles 3-4 juguées ; stipules rubanées (7-8 × 1-2 mm) à légèrement spatulées, à extrémité aiguë, faiblement pubescentes, caduques ; pétiole 2,5-3 cm, marginé à ailé ; rachis (L = (6)8-13(15) cm, chaque segment 2,5-4 cm), glabre, ailé (aile triangulaire atteignant 6-12 mm de large sous l'insertion des folioles) ; glandes orbiculaires sessiles (∅ = 1 mm) ; folioles elliptiques (paires inf. 7-12 × 3,5 cm ; paires sup. (10)15(20) × 5-6(7) cm), à base aiguë ; acumen allongé (1-2) mm, aigu ; limbe un peu gaufré, glabre sur les 2 faces ; rameaux et feuilles juvéniles (Sastre 5597) légèrement pubescents ; mucron terminal (linéaire) et acumens des folioles (spatulés) développés.

Inflorescences : épis groupés par 2-3 à l'aisselle des feuilles ou portés par des rameaux courts à feuilles atrophiées, de longueur variable (5 à 20 cm) ; pédoncule grêle de 3-4 cm, rachis court (0,5-1 cm) portant environ 30 fleurs très serrées ; bractées écailleuses en forme de cuiller (L ≤ 2 mm) ; calice tubuleux (Lc = 4-5 mm), très étroit, légèrement pubescent, irrégulier avec 5 lobes égaux à dents très courtes (≤ 1mm) et un sinus plus profond entre 2 lobes ; corolle tubuleuse (LC = 7-8 mm), à pubescence plus dense que celle du calice, lobes aigus ± réguliers de ≤ 1mm ; Lc/LC = 1/2 à 2/3 ; tube staminal non exsert.

Gousse plate (15 × 2-2,5 cm), glabre ; péricarpe rigide, vert brunâtre à maturité, à base asymétrique ; marges un peu dilatées (≤ 5 mm), saillantes, arrondies ; faces ornementées de fines rides obliques et de lenticelles claires ; graines saillantes, non contiguës, disposées obliquement ; endocarpe filandreux, abondant, délimitant des loges pour les graines ; cotylédons 2 × 1-1,3 cm, très bombés, vert sombre bleuté.

Matériel étudié : Aubréville 315, Riv. Comté (fl.), 4.4.1961 ; Beekman 63, Saül (fl.), 6.7.1979 ; Poncy 474, Riv. Arataye (fr.), 2.1981 ; Sastre 5597, ibid. (fl.), 11.8.1977.

Remarque : il s'agit d'une espèce mal connue, sans doute rare, qu'il était tentant de placer dans la synonymie de *I. acrocephala*, en raison des ressemblances florales entre les 2 espèces ; mais la première récolte d'un spécimen fructifié (Poncy 474) confirme qu'il y a bien 2 espèces.

Inga acrocephala St. (fig. 9 e-h)
Flora 26 : 759 (1843)
TYPE : Hostmann 1067, Surinam (iso-, P !)

Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 614
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle, Fl. Surin. 2 (2) : 305

Arbre moyen à grand ; rhytidome faiblement squameux, grisâtre ; rameaux gris verdâtres sillonnés longitudinalement, lenticelles allongées, irrégulières.

Feuilles 4-juguées ; stipules rubanées oblancéolées, 4-5 × 2-3 mm, à extrémité arrondie, pubescentes, caduques ; pétiole nu, long de 2,5-4 cm ; rachis 7-15 cm (chaque segment 2-5 cm), nu ou marginé, glabre ; glandes circulaires ou ovales transversalement, en coupe parfois légèrement stipitée (∅ = 1-1,5 mm) ; folioles elliptiques allongées (paires inf. : 6-10(12) × 2,5-4(5) cm ; paires sup. : 10-16 (22) × 2,5-4 (5) cm ; base aiguë, asymétrique ; acumen allongé (1-2 cm), à extrémité aiguë ; limbe glabre et lisse ; feuilles juvéniles rouge sombre brillant, glabres.

Inflorescences : épis axillaires groupés par 2-5 à l'aisselle des feuilles adultes, ou sur des rameaux courts, ou, de façon intermédiaire, sur des rameaux « normaux » à l'aisselle de feuilles atrophiées ou avortées (voir groupement des inflorescences, p. 13 et fig. 1-D) ; pédoncule long [(2,5)4-7 cm] et

Source : MNHN, Paris

grêle, faiblement pubescent ; rachis court (1-2 cm) portant 20-30 fleurs serrées ; bractées réduites (L ≤ 2 mm), en forme d'écaille spatulée-recourbée, persistantes ; fleurs sessiles ; calice et corolle faiblement pubescents ; calice campanulé (Lc = 2-4 mm), irrégulier, fendu (5 lobes égaux courts et un sinus plus profond) ; corolle (LC = 5-7 mm) infundibuliforme ; Lc/LC ≈ 1/2 ; tube staminal non exsert ou à peine exsert.

Gousse volumineuse (20-25 × 3-4 cm) portée par un pédoncule épais (∅ = 5 mm), ligneuse et glabre, mais portant de nombreuses lenticelles ; marges peu dilatées (5-7 mm), saillantes ; fruit mûr vert à brunâtre, brillant.

Plantule et forme juvénile non étudiées (mais cf. fig. 3, p. 19).

Habitat : forêt dense.

Distribution géographique : Guyane française, Surinam.

Matériel étudié : Grenand 207, Zidok (Ht Oyapock) (fr.), 11.5.1974 ; 989, Trois-Sauts (fl.), 2.5.1975 ; Mori & Pipoly 15567, Saül (fr.), 9.4.1983 ; S. F. 31 M, Crique Serpent (Bas Maroni) (fl.), 21.7.1953 ; 7344, Rte de Mana (fr.), 7.3.1956 ; Wachenheim 312, rég. de St-Laurent (fl.), 14.6.1921 ; 334, rég. de St-Laurent (fl.).

Inga leiocalycina Benth. (Fig. 9 a-d ; pl. IV-3)
Hook, Lond. J. Bot. 4 : 598 (1845)
TYPE (LECTO-) : Schomburgk 829, Guyana (P !)

Bentham (G.), 1876 — *in* Martius, Fl. Bras. 15 (2) : 476
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle, Fl. Surinam 2 (2) : 310

I. multiflora Benth., Hook. Lond. J. Bot., 4 : 598 (1845) (type Riedel s.n. ; *fide* Bentham)
I. dumosa Benth., Trans. Linn. Soc. 30 : 612 (1875) (type Spruce 1108, P !) *syn. nov.*
I. rufinervis Spruce ex Benth., Mart. Fl. Bras. 15 (2) : 478 (1876) (type Spruce 1787, P !) *syn. nov.*
I. strigillosa Spr. ex Benth., Trans. Linn. Soc. 30 : 612 (1875) (lectotype Spruce 1755, P !) *syn. nov.*

Arbre moyen à grand (25-30 m ; ∅ jusqu'à 60 cm) ; rhytidome rougeâtre, rugueux ; lenticelles blanchâtres très fines ; rameaux glabres ou très finement pubescents dans leur partie la plus juvénile.

Feuilles bijuguées ; stipules linéaires à rhomboïdes (L = ± 4 mm), pubescentes, caduques ; pétiole (nu, L = 1-2 cm) et rachis (nu à marginé, L = 2-4 cm) pubescents, ainsi que les nervures des folioles ; glandes généralement développées, saillantes, plus larges que le rachis (∅ = 1-2 mm), de forme ± circulaire, quelquefois ovale (glande distale) ou triangulaire (gl. proximale) ; folioles oblongues (paires inf. 6-8(10) × 2,5-4 cm ; paire sup. 10-16(20) × 5-7 cm) ; nervures bien saillantes face inf., et couvertes d'un tomentum roux ; limbe glabre face sup., face inf. glabre ou tomenteuse comme les nervures ; tomentum ± brillant ; feuilles juvéniles pubescentes rousses ; glandes vert clair, très saillantes.

Inflorescences : épis groupés par 2-5 à l'aisselle des feuilles adultes ou juvéniles ; pédoncules très longs (5-8 cm) et grêles, rachis court (1-(2) cm) portant 20 à 30 fleurs sessiles, serrées ; bractées linéaires réduites (L = 1-2 mm) ; calice tubuleux (Lc = 3-5 mm), glabre, strié, à 5 lobes réguliers courts ; corolle tubuleuse (LC = ± 1 cm), couverte de poils denses apprimés, lobes ± 1 mm ; Lc/LC = 1/3 à 1/2 ; tube staminal non exsert à légèrement exsert (Ls jusqu'à 1,5 cm).

Gousse peu rigide de 15-30 × (1)1,5-2,5 cm ; péricarpe vert sombre, glabre et lisse à maturité, les graines non contiguës formant des saillies de forme ovale ; marges de ± 3 mm, légèrement saillantes ; graines à pulpe peu abondante ; cotylédons verts de ± 1,5 × 1 cm, ou plus petits.

Plantule et forme juvénile : épicotyle portant des poils blanchâtres ; feuilles 1 et 2 opposées unijuguées, pétiole (L = ± 1 cm) ailé ; stipules 3-3,5 × 1 mm ; sur les feuilles suivantes, le pétiole devient marginé et atteint jusqu'à 5 cm de longueur ; base des folioles fortement asymétrique, à bord concave ; limbe gaufré brillant, portant des poils blanchâtres à roux apprimés ; port des feuilles juvéniles dressé.

Source : MNHN, Paris

Habitat : ripicole ou de forêt dense.

Distribution géographique : Guyanes, Brésil.

Matériel étudié : Grenand 1121, Ht Oyapock (fl.), 23.8.1975 ; Mélinon 348, Maroni (fl.) ; s.n. (fl.), 1865 ; Oldeman 2805, Ht Approuague (fl.), 12.9.1968 ; Poncy 133, Riv. Arataye (fr.), 19.10.1978 ; 440, ibid. (fr.), 18.2.1981 ; Sagot, « fr. n° 6 » (fr.), 1.1855 ; 780, Acarouany (fl.), 1856-57 ; S. F. 195 M, Bas-Maroni (fl.), 17.8.1954 ; 6136, Maroni (fr.), 26.3.1952.

Remarques : (1) Les lectotypes de *I. leiocalycina* et *I. strigillosa* ont été choisis parmi les spécimens cités par Bentham pour leurs descriptions respectives. (2) Les 3 spécimens vénézuéliens de l'herbier de Paris attribués à *Inga punctata* Willd. ne justifient pas la distinction entre cette dernière (habitant l'Amérique centrale, les grandes Antilles et le Venezuela, et très polymorphe : LEÓN, p. 292) et *I. leiocalycina*. Un examen approfondi permettra probablement de placer *I. leiocalycina* dans la synonymie de *I. punctata*, l'ensemble constituant une espèce polymorphe à très vaste répartition.

Inga melinonis Sagot (fig. 9 i-m)
Ann. Sc. Nat., 6 (13) : 335 (1882)
TYPE (LECTO-) : Mélinon 453, Guyane française, P !

Arbre petit ou moyen ; rameaux tomenteux portant des lenticelles larges.

Feuilles 4-juguées ; stipules rubanées (2-3 × 8-12 mm), ± tomenteuses, caduques ; pétiole et rachis nus ou marginés, épais et ligneux (∅ = 3-4 mm), tomenteux ; pétiole (3)5-10 cm ; rachis (10)15-25 cm, chaque segment (3)5-8 cm ; glandes sessiles orbiculaires, à bord épais (∅ ≈ 2 mm) ; folioles elliptiques allongées (paires inf. 8-15 × 4-6 cm ; paires sup. 15-25 × 5-9 cm), apiculées ou faiblement acuminées, base cunéiforme à arrondie, asymétrique ; limbe glabre et lisse face sup., tomenteux, vert grisâtre face inf.

Inflorescences ramiflores ou à l'aisselle de feuilles âgées : chaque nœud produit 2-4 épis + 1-2 rameaux courts de 1-2 cm, portant eux-mêmes plusieurs épis ; pédoncule court (1,5-2,5 cm), rachis 1-2 cm portant environ 40 fleurs sessiles et serrées : l'ensemble forme un complexe inflorescentiel très contracté à fleurs très nombreuses ; bractées, calice et corolle pubescents ; bractées écailleuses recourbées de 1-2 mm, persistantes ; calice tubuleux (Lc = 2-3 mm) à 5 lobes réguliers très courts ; corolle tubuleuse (LC ± 1 cm), à lobes effilés de 2-3 mm ; Lc/LC = 1/4 à 1/3 ; tube staminal non exsert.

Gousse ligneuse glabre, asymétrique, arquée, de 15-25 × 3-3,5 cm, brun jaunâtre à maturité ; marges élargies (jusqu'à 1 cm), saillantes, couvertes de lenticelles longitudinales ; faces ridées obliquement ; graines légèrement saillantes.

Plantule et forme juvénile non étudiées.

Habitat : forêt dense et végétation secondarisée.

Distribution géographique : espèce connue seulement en Guyane française.

Matériel étudié : Barrier 3998, Riv. Arataye (st.), 20.8.1983 ; Cremers 6564, Sommet Tabul. (st.), 6.9.1980 ; Mélinon 370 (fl.), 1862 ; 443 (fl.), 1862 ; 453, Maroni (fl.), 1862 (lectotype) ; Prévost 848, piste de St-Elie (fl., fr.), 12.6.1980 ; S. F. 7287, route de Mana (fr.), 18.2.1956 ; S. F. 7446, route de Mana (fr.), 6.4.1956 ; Wachenheim 304, rég. de St-Laurent (fl.), 14.6.1921.

Remarque : en l'absence d'indications dans la diagnose de l'espèce et dans l'herbier, nous avons choisi un type parmi les spécimens récoltés par Mélinon en 1862 et conservés à P.

Inga nobilis Willd. (pl. 1-2)
Enum. Hort. Berol. : 1047 (1808)
TYPE : Hoffmannsegg, Brésil (non vu)

Bentham (G.), 1876 — Martius, Fl. Bras. 15 (2) : 478, pl. 129
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle Fl. Surin. 2 (2) : 306
Macbride (F.), 1943 — *in* Fl. Peru, Field Mus. Nat. Hist., 13 (3) : 34

Source : MNHN, Paris

FIG. 9. — Trois espèces de la Sér. *Gymnopodae* Benth. — **a-d**, *Inga leiocalycina* Benth. : **a**, rameau florifère ; **b**, fruit (**a**, **b** × 1/3) ; **c**, détail de l'inflorescence ; **d**, extrémité d'un rameau montrant les stipules et les feuilles juvéniles ; **e-h**, *Inga acrocephala* St. : **e**, rameau florifère ; **f**, fruit (**e**, **f**, × 1/3) ; **g**, détail de l'inflorescence ; **h**, extrémité du « rameau court » avec inflorescences juvéniles ; **i-m**, *Inga melinonis* Sag. : **i**, feuille ; **j**, inflorescences ramiflores ; **k**, fruit (**i**, **j**, **k**, × 1/3) ; **l**, détail d'une portion d'inflorescence ; **m**, détail de l'extrémité d'un axe montrant les stipules.

Source : MNHN, Paris

I. humboldtiana Kunth., Nov. Gen & Sp. 6 : 285 (1823) (type Bonpland 1572, P !)
I. corymbifera Benth., Hook. Lond. J. Bot. 2 : 144 (1840) (type Schomburgk 31, P !)
I. riedeliana Benth., *l.c.* 4 : 595 (1845) (type Riedel s.n., G !)
I. riedeliana var. *surinamensis l.c.* Benth. 4 : 595 (1845) (type Hostmann 830, P !)
I. sericantha Miq., Linnaea 19 : 132 (1847) (type Kappler 1962, P !)
I. mathewsiana Benth., Trans. Linn. Soc. 30 : 615 (1875) (type Mathews s.n., G !) *syn. nov.*
I. conglomerata R. Ben., Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 27 : 115 (1921) (type Wachenheim 149, P !) *syn. nov.*

Arbuste ou petit arbre ; rhytidome brun foncé ; rameaux sombres à très petites lenticelles, tomenteux dans leurs parties jeunes.

Feuilles (3)-4 juguées ; stipules linéaires (7-10 × 1-2 mm), apiculées, ± persistantes ; pétiole très court (L ≤ 1 cm), nu ; rachis nu (L = 6-10(13) cm, chaque segment 2,5-4 cm), ± tomenteux ; glandes ostiolées, orbiculaires (∅ ± 1,5 mm), celle de la paire inférieure plus volumineuse, et ± triangulaire ; folioles elliptiques allongées (paires inf. (3)4-7(8) × (1,5)2-3 cm ; paires sup. (8)10-15(18) cm × (3,5)4-5 cm), parfois légèrement falciformes ; base aiguë à arrondie, presque symétrique, acumen court et effilé ; limbe coriace, glabre, nervures tomenteuses ; feuilles juvéniles vertes, à tomentum blanchâtre ; glandes aplaties blanchâtres.

Inflorescences en épis groupés par 2-3 à l'aisselle des feuilles ou sur des rameaux courts, eux-mêmes soit axillaires, soit terminaux (cf. fig. 1D, p. 14) ; pédoncule tomenteux de longueur variable (2-5 cm) ; rachis court, portant 15 à 25 fleurs serrées ; bractées écailleuses, recourbées spatulées à extrémité effilée de ± 2,5 × 1 mm, généralement persistantes ; fleurs généralement pédicellées (pédic. jusqu'à 3 mm), parfois subsessiles ; calice (Lc = 3-5(+) mm) tubuleux, tomenteux, à lobes réguliers aigus de 1(—) cm ; corolle infundibuliforme (LC = 8-10 mm), Lc/LC ± 1/2 ; tube staminal généralement non exsert, parfois exsert (Ls = 7-10 mm).

Gousse 8-12 (+) × 2-2,5 cm, mucronée, à base asymétrique ; fruit mûr glabre, brun clair à jaune, ± charnu, à section subcylindrique ; marges élargies (0,5-1 cm), faces bombées ornementées de fines rides transversales ; 10-15 graines (pl. IV-4) contiguës serrées, couvertes d'une pulpe de 2-3 mm d'épaisseur ; cotylédons verts de 2 × 1 cm ; surface de contact entre les cotylédons irrégulière.

Plantule : feuilles 1 et 2 opposées, à pétiole ailé long de ≈ 2 cm ; stipules linéaires (≈ 5 × 1 mm) : folioles à limbe faiblement tomenteux, ± gaufré, de 5-6 × 2,5-3 cm ; glandes circulaires très petites.

Jeune plant : l'aile du pétiole diminue progressivement et disparaît à partir des premières feuilles 3-juguées (d'ordre 12-15) ; la longueur du pétiole atteint 3-5 cm ; stipules linéaires à lancéolées, grandissant jusqu'à 10 × 2 mm ; les glandes acquièrent leur aspect caractéristique sur les feuilles 3-juguées ; folioles elliptiques atteignant 10-20 × 4-6 cm à partir des feuilles 12 à 15 ; jeunes feuilles vert grisâtre à pubescence argentée ; port des feuilles retombant.

Habitat : espèce ripicole, très fréquente au bord des cours d'eau.

Distribution géographique : Guyanes, Venezuela, Amazonie (Brésil, Bolivie, Colombie, Pérou).

Matériel étudié : Benoist 1300, St-Laurent (fl.), 7.6.1914 ; Cremers 5112, Ht Maroni (fl.), 25.11.1977 ; 5027, Riv. Marouini (fl.), 12.11.1977 ; 7350, Riv. Mana (fl.), 29.7.1981 ; Granville 203, Riv. Sinnamary (fl.), 12.5.1969 ; B-3645, Riv. Gd Inini (fl.), 6.9.1970 ; Grenand 525, Trois-Sauts (fl.), 17.11.1974 ; 1778, St-Georges-Oyapock (fl.), 27.12.1978 ; Hallé 639, Riv. Mana (fl.), 23.8.1962 ; Jacquemin 1611, Trois-Sauts (fl.), 20.3.1975 ; 1769, Trois-Sauts (fr.), 27.10.1975 ; Lemée s.n., St-Laurent (fr.), 3.1901 ; Leschenault s.n., Mana (fl.), 1823 ; Lescure 242, Riv. Sinnamary (fl.), 23.7.1974 ; Mélinon 287 (fl.) ; s.n. (fl.), 1863 ; s.n. (fr. juv.), 1862 ; Oldeman 1695, Fl. Approuague (fl.), 26.7.1968 ; B-1887, Ht Approuague (fl.), 27.9.1968 ; B-2045, Riv. Comté (fl.), 16.12.1968 ; 2684, Riv. Camopi (fl.), 13.12.1967 ; 3011, Riv. Arataye (fr.), 11.2.1969 ; Perrottet s.n. (fr. immat.), 1820 ; Poncy, 99, Approuague (fl.), 7.10.1978 ; 191, Riv. Arataye (fr.), 29.10.1978 ; 208, Riv. Arataye (fl., fr.), 6.11.1978 ; Prévost & Grenand 2014, Bas Oyapock (fr.), 9.4.1981 ; Rech s.n. (fl.), 1863 ; Richard s.n. (Leblond), Riv. Kourou (fl.) ; Sagot 165, Acarouany (fl.), 1955 ; 1080, ibid. (fl., fr.), 1857 ; île Portal (fl.) ; Sastre 5911, Riv. Arataye (fl.), 7.9.1977 ; Schnell 12293, Gd Soula (Fl. Maroni) (fl.), 23.9.1961 ;

Source : MNHN, Paris

S. F. 5110, Riv. Mana (fl.), 25.11.1950 ; S. F. 7880, Riv. Tampoc (fr.), 18.9.1961 ; Wachenheim 149, rég. St-Laurent (fl.), 3. 1920 (type *I. conglomerata* Ben.) ; 310, Maroni (fl.).

Inga ricardorum Bernardi & Spichiger
Bot. Helvet. 91 : 57-59 (1981)
TYPE : Bernardi 20691, Pérou (iso-, P !)

Bernardi (L.), Encarnación (F.) & Spichiger (R.), 1981 — Candollea, 36 : 322-323, fig. 10.

Arbre petit ou moyen (jusqu'à 15 m) ; rameaux bruns cannelés à striés longitudinalement, à lenticelles nombreuses, tomenteux à l'état jeune.

Feuilles (3)4(5)-juguées ; stipules linéaires aiguës (L = 3-5 mm), pubescentes ; pétiole très court (L ≤ 0,5(1) cm), nu ou marginé ; rachis (L = (5)9-12(15) cm, chaque segment (1,5)2-4(5) cm), marginé ou (le plus souvent) ailé ; nervure très pubescente face sup., glabre face inf. ; limbe de l'aile triangulaire à oblancéolé, glabre ; glandes en coupe saillante, substipitée, orbiculaire, celle de la paire inf. ± elliptique tranversalement, de ∅ = 1-1,5(2) mm ; folioles elliptiques à oblancéolées (paires inf. (3)4,5-8 × (1,5)2,5-3 cm ; paire sup. 9-13(16) × 3,5(6) cm) ; base cunéiforme à aiguë, pulvinus pubescent, acumen court (≤ 1 cm) et apiculé ; limbe papyracé à coriace, ± gaufré, bords du limbe pubescents, nervure 1 très pubescente face sup., nervures très saillantes et nervure 1 éparsement pubescente face inf. ; feuilles juvéniles densément pubescentes.

Inflorescences axillaires groupées par 2-3 ; pédoncule (L = (2)4-5 cm), tomenteux ; rachis (1,5) 2-3 cm, portant 30-40 fleurs serrées ; bractées linéaires (L = 1-2 mm), aiguës, portant des poils épars, caduques ; calice (Lc = 7-8 mm) tubuleux, strié, à base très pubescente, bilabié : les deux lobes ± bifides sont séparés par 2 sinus de profondeur différente ; corolle (LC = 11-14 mm) tubuleuse, densément pubescente, à 5 lobes ± réguliers de 2 mm environ ; Lc/LC = 1/2 à 2/3 ; tube staminal non exsert.

Gousse (immature) plate, mucronée, glabre, 10-13 × 2-2,5 cm ; marges saillantes, faces finement ridées transversalement.

Plantule et forme juvénile inconnues.

Habitat : forêt primaire et bord de cours d'eau.

Distribution géographique : Guyane française, Pérou.

Matériel étudié : de Granville C-34, Riv. Gd Inini (fl.), 21.8.1970 ; Grenand 970, Trois-Sauts (fl.), 28.4.1975 ; Poncy 364, Approuague (fr.), 8.2.1981 ; Prévost & Grenand 913, Trois-Sauts (fl.), 3.8.1980 ; Sastre 5854, Riv. Arataye (fl.), 31.8.1977 ; Schnell 11478, Boniville (Maroni) (fl.), 26.8.1961.

Remarque : nous rapportons, au moins provisoirement, ces spécimens de Guyane française à l'espèce péruvienne récemment décrite à partir d'un échantillon unique et dépourvu de fruit ; cependant, ils s'en distinguent par le nombre de paires de folioles (3-4 contre 6-7 pour le type de *I. ricardorum*). L'analyse d'un matériel plus abondant permettra ultérieurement soit de confirmer l'appartenance des formes guyanaises à *I. ricardorum*, soit d'en faire une espèce distincte.

Inga thibaudiana DC
Prod. 2 : 434 (1825)
TYPE : Thibaud s.n., Cayenne (herb. DC, G !)

De Candolle (A. P.), 1825 — Mem. Legum. 12 : 439
Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 615
Bentham (G.), 1876 — *in* Mart. Fl. Bras. 15 (2) : 479 (var. *latifolia*)
Ducke (A.), 1922 — Arq. J. Bot. Rio, 3 : 57
Thomson (J. Mc L.), 1931 — Publ. Hartl. Bot. Lab. Liverpool : 48 (fig.)
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle Fl. Surin. 2 (2) : 299
Macbride (F.), 1943 — *in* Fl. Peru, Field Mus. Nat. Hist. 13 (3) : 35 (*I. peltadenia*)
Uribe (L.), 1945 — Caldasia 3 : 356
León (J.), 1966 — Ann. Miss. Bot. Gard. 53 : 299
Cavalcante (P.), 1972 — *in* Fr. Comest. Amaz., Publ. Avul. Mus. Goeldi 17 : 74, fig. 33

Source : MNHN, Paris

I. gladiata Desv., Ann. Sc. Nat. 1 (9) : 427 (1826) (type Desvaux s.n., P !)
I. tenuiflora Salzm. ex Benth., Hook., Lond. J. Bot. 4 : 596 (1845) (type Salzmann 172, G !)
I. macradenia Mart. ex Benth., Trans. Linn. Soc. 30 : 615 (1875) (type Lushnath 107, B, photo G !)
I. thibaudiana var *latifolia* Benth., *in* Martius, Fl. Bras. 15 (2) : 480 (1876)
I. recordii Britt. & Rose ex Standl., Trop. Woods 7 : 5 (1929) (type Record 40, G !)
I. peltadenia Hms, Verh. Bot. Ver. Brand. 48 : 160 (1907) (type Ule 6451, G !) *syn. nov.*

Arbuste ou petit arbre (5 à 15 m) souvent à troncs multiples « en touffe » ; écorce gris sombre à brunâtre ; rameaux légèrement tomenteux, lenticelles très nombreuses, claires.

Feuilles (pl. II 1-3 ; 1X-4) 4-5(6)-juguées ; stipules écailleuses triangulaires (1 × 1,5 mm), caduques ; pétiole nu, 1-2 cm ; rachis anguleux, parfois ailé dans sa partie distale, tomenteux, long de (5)7-12(20) cm, chaque segment 1-2,5(4) cm ; glandes volumineuses, en coupe saillante ou aplaties, plus larges que le rachis, à bords épais, elliptiques transversalement ou triangulaires (paire sup.), de ∅ = 2-3 mm ; folioles polymorphes, elliptiques, larges ou étroites (paires sup. 8-15 × 4-5(7) cm ; paires inf. 3-6(8) × 2-4(5) cm) ; base aiguë, souvent très asymétrique ; extrémité aiguë à acuminée, acumen de longueur variable, parfois jusqu'à 2 cm, effilé et pointu ; limbe scabre et plus ou moins tomenteux face supérieure, très finement tomenteux, brun jaunâtre brillant et à nervures saillantes face inférieure ; feuilles juvéniles vert clair, très pubescentes (poils apprimés blancs), glandes blanc verdâtre.

Inflorescences : épis axillaires isolés ou plus souvent groupés par 2-5, portant chacun 20-30 fleurs serrées, sessiles ; pédoncule de longueur variable (1-4 cm), tomenteux ; rachis 1,5-2 cm ; bractées écailleuses triangulaires, courtes (env. 1 × 1 mm), persistantes ; calice tubuleux (Lc = 4-5 mm) à dents très courtes, tomenteux ; corolle tubuleuse (LC = 1,5-2(+) cm), étroite, couverte de poils denses, à dents aiguës de 1-2 mm ; Lc/LC = 1/4 à 1/5 ; tube staminal non exsert ou très légèrement exsert.

Gousse de (10)15-25(+) × 1,5 × 2,5 cm, plate ou non, droite ou légèrement arquée ; marges élargies (3-7 mm) ; faces plus ou moins bombées ; graines nombreuses (jusqu'à 30 par gousse), très serrées ; péricarpe peu épais, souple, tomenteux, vert jaunâtre à brunâtre à maturité ; graines à cotylédons souvent irréguliers de 1 × 0,8-1,2 cm, vert brunâtre.

Plantule : tige pubescente, feuilles 1-2 opposées, 1-juguées, stipules linéaires réduites (L ≤ 3 mm), pétiole légèrement ailé de 1,5-2 cm ; folioles elliptiques allongées, pubescentes.

Jeune plant (pl. 1X-4 ; X-1) : le nombre de paires de folioles augmente rapidement jusqu'à 7 paires au niveau des 9-12e feuilles ; stipules ne dépassant pas 3 mm de longueur ; aile du pétiole et du rachis peu large (l ≤ 5 mm), oblongue ou elliptique ; glandes petites mais saillantes, atteignant progressivement 2-2,5 mm de largeur, plates, à contour irrégulier, souvent ± triangulaire, et presque réniforme au niveau de la première paire de folioles ; folioles elliptiques allongées (croissant de 2-8 à 1,5-2,5 cm), acuminées, à base arrondie ou cunéiforme, nervation saillante face inférieure ; très jeunes pousses vertes (pl. 1X-4), feuilles juvéniles couvertes de poils apprimés blanchâtres à roux, glandes spectaculaires, vert clair brillantes, port des jeunes feuilles dressé.

Habitat : espèce très abondante en végétation secondaire, rudérale et ripicole.

Distribution géographique très vaste : Amérique centrale, Venezuela, Guyanes, Amazonie, sud du Brésil.

Matériel étudié : Aubréville 14, Cayenne (fl., fr.), 18.3.1961 ; Benoist 671, St-Laurent (fl.), 25.1.1914 ; 1294, St-Laurent (fl.), 7.6.1914 ; 1465, Kourou (fl.), 11.7.1914 ; 1548, Gourdonville (fl.), 14.8.1914 ; Cremers 5774, Route de Kaw (fr. juv.), 14.6.1979 ; 6952, Kaw (fr.), 27.12.1980 ; Desvaux s.n. (fr.) (type *I. gladiata*) ; de Granville B-4429, Saül (fl., fr.), 28.4.1972 ; B-5430, Riv. Comté (fr.), 24.1.1977 ; Grenand 714, Trois-Sauts (fr.), 3.2.1975 ; Hallé 1017, Île de Cayenne (fr.), 30.1.1965 ; Leblond 143 (32), (G !) ; s.n. (fl.), 1792 ; Le Prieur s.n. (fl.), 1838 ; 1840 ; Lescure 713, Les Hattes (fl.), 21.9.1977 ; Mélinon 75, Montsinéry (fl.), 1842 ; 137, Maroni (fl.), 1856 ; 565, Maroni (fl.), 1864 ; Oldeman 1114, Gd Matoury (fr.), 12.2.1965 ; 1468, Saül (fl., fr.), 22.7.1965 ; Perrottet s.n. (fl.), 1820 ; Poiteau s.n. (fr.), 1826 ; Poncy 242, Riv. Arataye (fr.), 20.11.1978 ; 288, Iracoubo (fr.), 3.12.1978 ; Prévost 624, St-Jean-du-Maroni (fr. juv.), 20.6.1979 ; Prévost & Grenand 1989, St-Georges-Oyapock (fr.), 1.4.1981 ; Richard s.n., Cayenne (fl.) ; Sagot 876, Karouany, 1858 ; 965, Mana (fl.), 1856 ; 1397,

Source : MNHN, Paris

Mana (fl., fr. juv.), 8.1856 ; Sastre 5491, Piste de St-Elie (fl.), 17.7.1977 ; 6112, Iracoubo (fl.), 14.9.1978 ; Wachenheim 0.11. (fr.) ; 50, 176, 201, 363 (fl.), rég. de St-Laurent.

Remarques : certains spécimens guyanais sont remarquables par les grandes dimensions de leurs feuilles, dont les folioles ovales sont très larges. Ils illustrent un aspect de la très importante variabilité foliaire observée chez cette espèce. La morphologie du type de *I. peltadenia* s'incrit dans ces variations, c'est pourquoi nous plaçons cette espèce dans la synonymie de *I. thibaudiana*.

Ser. *Pilosulae* Leòn

Inga pilosula (Rich.) Macbr.
Publ. Field Mus. Nat. Hist. Bot. Ser. 13(3) : 41 (1943)
Mimosa pilosula L.C. Rich.
Act. Soc. Hist. Nat. Paris 1 : 113 (1792)
TYPE : Leblond s.n., Cayenne (P !)

Bentham (G.), 1875 — *in* Martius, Fl. Bras. 15 (2) : 481
Bentham (G.), 1876 — Trans. Linn. Soc. 30 : 615-616
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle, Fl. Surin. 2 (2) : 300 (*I. setifera*)
Jansen-Jacobs (M.), 1976 — *l.c.*, Add. & Corr. : 631
Macbride (F.), 1943 — *in* Fl. Peru, Field Mus. Nat. Hist. 13 (3) : 40 (*I setifera*)
Leòn (J.), 1966 — Ann. Miss. Bot. Gard. 53 : 314

I. nitida Willd., Sp. Pl. 4 : 1013 (1806) (type Hoffmannsegg ; *fide* Leòn)
I. quassiaefolia Willd., *l.c.* (type Hoffmannsegg ; *fide* Leòn)
Mimosa lucida Vahl, Eclog. 3 : 34 (1807), pl. 24
I. pilosiuscula (Rich.) Desv., Journ. Bot. 3 : 71 (1814), *nom. nud.*
I. setifera DC, Prod. 2 : 432 (1825) (type : « Muséum Paris, 1821 », s.n., *in* Herb. DC, G !)
I. platycarpa Benth., Hook. Lond. J. Bot. 2 : 142 (1840) (type Schomburgk 534 ; *fide* Benth.)
I. affinis St., Flora : 758 (1843) (type Hostmann & Kappler 1157, P !)
I. macrophylla Hook., Bot. Mag. : 5075 (1857), non Willd. (*fide* Bentham)
I. versicolor Spr. ex Benth., Trans. Linn. Soc. 30 : 616 (1875) (type Spruce 1665, P !), *nom. in syn.*

Arbuste à petit arbre ; rameaux glabres ou pubescents, écorce gris clair, striée de bandes brunes, lenticelles rondes éparses.

Feuilles bijuguées ; stipules linéaires à oblancéolées, parfois falciformes, de dimensions variables (3-7 × 1-2 mm), persistantes ; pétiole (L ≤ 1(2) cm) nu ou le plus souvent ailé (aile elliptique à triangulaire, large de 5-8 mm) ; rachis 2,5-4 cm, souvent nu dans le 1/3 proximal, largement ailé dans les 2/3 distaux ; aile plus ou moins développée, de largeur (5-10(14) mm) et forme (arrondie à rhomboïde, oblancéolée à triangulaire) variables ; mucron terminal persistant ; glandes volumineuses, en coupe saillante, de 2-3 mm de largeur, celle de la paire inf. irrégulière, ± triangulaire, celle de la paire sup. orbiculaire ; folioles elliptiques allongées à obovales (paire inf. (4)6-8(10) × (2,5)3-4(8) cm ; paire sup. 10-15(20) × (4)5-7(9) cm) ; acumen ± marqué, court, apiculé ; base aiguë à cunéiforme, asymétrique ; feuilles juvéniles rosées à rougeâtres, couvertes d'un indument blanc.

Inflorescences : épis isolés ou groupés par 2-3 à l'aisselle des feuilles adultes ; pédoncule robuste, de (3)4-7 cm de longueur : rachis 1-2 cm, portant 20 à 30 fleurs serrées ; bractées linéaires (L = 3-4 mm), un peu élargies distalement, à pilosité éparse et plus dense à l'extrémité, caduques ; calice (Lc = 5-8(10) mm) tubuleux, très pubescent à la base, très irrégulier, à 5 lobes séparés par des sinus de profondeur variable, donnant chez certaines fleurs un aspect bilabié à lèvres bi- ou tri-dentées, chez d'autres 3 lobes dont 2 bifides, etc. ; corolle (LC = (10)12-15 mm) régulière, à 5 lobes de 2-3 mm, à pubescence dense, apprimée ; Lc/LC = 1/2 à 2/3 ; tube staminal non exsert.

Gousse glabre, plate, de 9-12(15) × 2-2,5 cm, apiculée ; calice persistant ; péricarpe rigide, un peu lignifié, jaune à maturité ; marges non élargies (3-4 mm), légèrement saillantes ; faces ornementées

Source : MNHN, Paris

de fines rides transversales réticulées ; 5-10(15) graines non contiguës ; cotylédons plats, noirs, de ≈ 1,5 × 1 cm.

Plantule : tige pubescente ; feuilles 1-2 opposées, 1-juguées, légèrement pubescentes ; stipules linéaires (6 × 1 mm) ; pétiole long de 2-3 cm, ailé.

Jeune plant (pl. VII-2 ; X-3, 4) : les premières feuilles bijuguées sont d'ordre 10 à 15 ; stipules atteignant 8 × 2 mm, élargies à l'extrémité, pubescentes ; pétiole et rachis largement ailés (jusqu'à 1,5 cm) ; aile triangulaire ou oblongue, à bords ondulés ; pilosité blanchâtre à rousse ; glandes différenciées à partir des feuilles bijuguées, ostiolées, à bord épais, de contour irrégulier ; folioles oblongues, à base aiguë, ± asymétrique, acumen ± falciforme ; dimensions des premières feuilles bijuguées : 12-15(20) × 4-6(7) cm. Très jeunes pousses fortement pubescentes, limbe des très jeunes feuilles rosé, pilosité blanche, stipules, glandes et tige verts.

Habitat : végétation secondaire en région côtière, parfois ripicole ; exceptionnellement en savane.

Distribution géographique : Venezuela (+ Trinidad), Guyanes, Brésil.

Matériel étudié : Benoist s.n., Mathoury (fr.), 2.1901 ; 1, Cayenne (fl.), 24.9.1913 ; 1508, Gourdonville (fl.), 27.7.1914 ; Desvaux s.n. (fl.) ; Lemée s.n., Cayenne (fr.) 1.1901 ; Leblond 144 (G !) ; s.n., « La Motte » (« fl. en 7bre ») (Herb. Richard ; type) ; Leprieur s.n. (fl.), 1834 ; s.n. (fl.), 1838 ; Martin s.n., Cayenne (fl.) ; Mélinon 77 (fl.), 5.1842 ; 192, Cayenne (fr.), 1842 ; Perrottet s.n. (fl.), 1821 ; s.n. (fr.), 1821 ; Poiteau s.n. (G !) ; Poncy 272, Sinnamary (fr.), 30.11.1978 ; 282, Iracoubo (fl., fr.), 2.12.1978 ; Prévost 584, Piste St-Elie (fl.), 10.5.1979 ; 862, ibid. (fl.), 5.6.1980 ; Richard s.n. (fl.) ; Sagot s.n., Cayenne (fl.), 1857 ; Sastre 5934, Riv. Arataye (fl.), 8.9.1977 ; 6105, Sinnamary (fr.), 12.12.1978 ; 6111, Iracoubo (fl.), 14.9.1978 ; S. F. 7528, rég. de St-Laurent (fl.), 27.7.1956 ; Soubirou s.n., Cayenne (fl., fr.), 3.1897 ; Wachenheim 84, Maroni (fl.).

Inga splendens Willd. (Fig. 10)
L., Sp. Pl. 4 : 1017 (1806)
TYPE : Pará, Brésil (Hoffmansegg, Herb. Willd., B, photo G !)

Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 615
Bentham (G.), 1876 — *in* Martius, Flora Bras. 15 (2) : 480
Ducke (A.), 1925 — Arq. J. Bot. Rio 4 : 15
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle, Fl. Surin. 2(2) : 301

I. floribunda Benth., Hook. J. Bot. 2 : 143 (1840) (type Schomburgk (1. coll) 364, P !)

I. hostmannii Pitt., Contr. U.S. Nat. Herb. 18 (5) : 188 (1916) (type Hostmann s.n., GH, *fide* Kleinhoonte) (= *I. splendens var. hostmannii* Ducke, Arq. J. Bot. Rio 4 : 15 (1925), *nom. nud.*)

I. superba Ducke, Arq. J. Bot. Rio 3 : 57 (1922) (type Ducke 11709, P !) (= *I. splendens* var. *superba* Ducke, Arq. J. Bot. Rio 4 : 16 (1925), *nom. nud.*)

Arbre moyen ; rhytidome grisâtre, lenticelles petites et serrées, formant des stries transversales ; rameaux épais, glabres ou éparsement tomenteux dans leurs parties jeunes.

Feuilles 2(3)-juguées ; stipules triangulaires de 3 × 1-2 mm, généralement caduques, mais persistant souvent sur les rameaux inflorescentiels courts ; pétiole épais (∅ = 3-4 mm), marginé à ailé, (L = 0,5-1 cm). Rachis (L = 2,5-4 cm) ailé dans sa moitié supérieure (aile triangulaire de 5-8 mm de large sous l'insertion des folioles) ; glandes sessiles, orbiculaires, à bord saillant (∅ = 1,5-2 mm) ; folioles obovées, à extrémité cuspidée ou émarginée ; à base asymétrique, atténuée à obtuse ; limbe coriace, glabre et brillant face sup., tomenteux face inf., nervures saillantes ; jeunes feuilles vert grisâtre ou violacé, pubescentes sur les 2 faces (poils épars, blancs, apprimés), glandes vert clair.

Inflorescences en épis axillaires ou groupées sur des rameaux courts de 4-6 cm, portant 2-4 épis à l'aisselle de chaque feuille atrophiée ; pédoncule grêle, ± anguleux, légèrement pubescent, de 2-4 cm de long ; rachis 1-3 cm de long, portant 20 à 30 fleurs serrées, sessiles, bractées enveloppantes, rectangulaires ou spatulées, à extrémité mucronée, caduques ; calice (Lc = 4-6 mm) à lobes triangulaires pointus de 1 mm, avec une échancrure de 2 mm entre 2 lobes, à pubescence apprimée peu dense ; corolle infun-

Source : MNHN, Paris

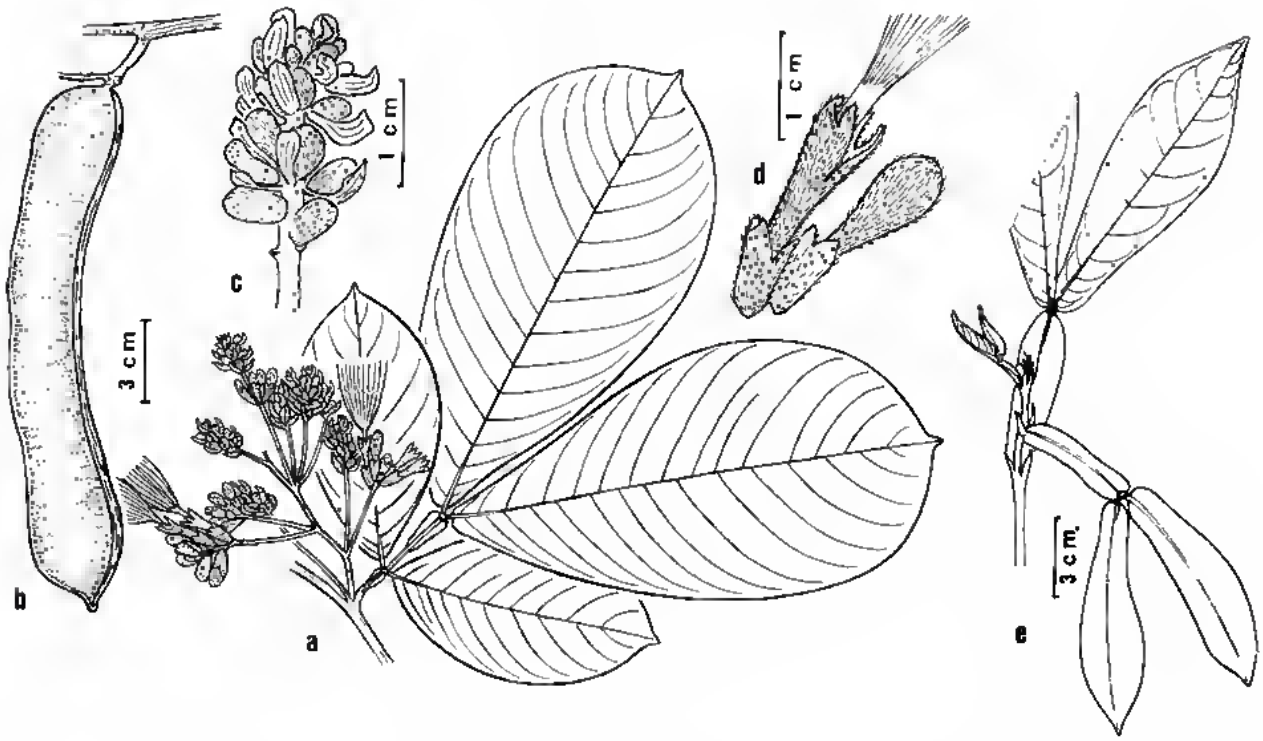


FIG. 10. — Ser. *Pilosulae* León, *Inga splendens* Willd. — **a**, rameau florifère ; **b**, fruit (**a**, **b**, × 1/3) ; **c**, détail de l'inflorescence juvénile montrant les bractées ; **d**, fleurs ; **e**, forme juvénile : extrémité de l'axe d'un jeune plant de 50 cm de hauteur.

dibuliforme (LC = 12-15 mm), à lobes de 2 mm, couverte de poils apprimés très denses ; Lc/LC = 1/3 ; tube staminal non exsert ou légèrement exsert.

Gousse portée par un pédoncule épais (∅ = 4-5 mm), volumineuse, glabre, légèrement arquée, de 10-20 cm × 2,5-3,5 cm, terminée par un épais mucron ; péricarpe épais, assez rigide, vert sombre à maturité ; marges brunâtres, lenticellées, larges de ± 1 cm, pas ou très peu saillantes ; face planes ou un peu bombées, à surface rugueuse, ± striées transversalement, ne montrant pas de saillie pour les graines ; fruit juvénile couvert d'un tomentum blanchâtre ; graines étroitement juxtaposées, 3 fois plus longues que larges ; pulpe peu abondante ; cotylédons vert sombre-brunâtre, de ≈ 2,5 × 0,8 cm.

Plantule (pl. VI-6) pubescente ; feuilles 1 et 2 opposées, unijuguées, stipules développées (10-13 mm, 2-3 mm de largeur à la base), asymétriques ; pétiole réduit ou nul ; glandes circulaires réduites ; folioles oblongues, à base très étroite, obtuse, fortement asymétrique ; extrémité aiguë ; limbe vert grisâtre mat, face sup. duveteuse.

Forme juvénile (fig. 10-e ; pl. VII-1, 2) : feuilles unijuguées jusqu'à la 15e environ, puis bijuguées, le pétiole s'allongeant progressivement jusqu'à 5 cm ; stipules de + en + étroites ; folioles oblongues pouvant atteindre 20 cm de longueur à partir de la 10e feuille ; glandes peu développées, atteignant 1,5 mm de ∅ à partir de la 10e feuille, plage centrale blanchâtre ; les feuilles bijuguées gardent ces caractères juvéniles jusqu'au stade arbustif, notamment pour les individus poussant en sous-bois (v. p. 89) ; port des jeunes feuilles dressé.

Ecologie : forêt dense ou bord de cours d'eau.

Distribution géographique : Guyanes, Pará, Venezuela.

Matériel étudié : de Granville 1570, Saül (forme juv., st.), 27.4.1973 ; 1721, Fl. Ouaqui (fl.), 5.7.1973 ; B-4892, Fl. Ouaqui (fl.), 5.7.1973 ; Grenand 956, Trois-Sauts (fl.), 21.5.1975 ; Lescure 143, Fl. Camopi (fl.), 14.3.1974 ; Oldeman 2492, Riv. Arataye (fl.), 6.2.1967 ; Poncy 207, Riv. Arataye (fr.), 6.11.1978 ; 283, Riv. Arataye (fr.), 13.2.1981 ; Schnell 12048, Saut Macaque (st., juv.), 12.9.1961 ; S. F. 4208, St-Laurent (st.), 5.10.1948.

Source : MNHN, Paris

Ser. *Dysanthae* Benth.

Inga cayennensis Sagot ex Benth. (fig. 11 e-g)
Trans. Linn. Soc. 30 : 636 (1875)
TYPE : Sagot 164, Cayenne (P !)

Ducke (A.), 1922 — Arq. J. Bot. Rio, 3 : 60 (var. *sessiliflora* Ducke)
Jansen-Jacobs (M.), 1976 — *in* Pulle, Fl. Surin., Add. & Corr., 2 (2) : 638
Sagot (P.), 1882 — Ann. Sc. Nat. 6 (13) : 329

I. leprieuriana Benth., *nom. in herb.*
I. cayennensis Sag., var. *sessiliflora* Ducke (type Ducke 17172, P !)

Arbuste ou petit arbre (jusqu'à 6-8 m × 10 cm) ; écorce blanchâtre, bois jaune ; rameaux couverts d'un tomentum roux.

Feuilles 4-6 juguées ; stipules coriaces, triangulaires (2,5 × 2-3 mm), persistantes ; pétiole (L = (1)1,5-3 cm) dépourvu d'aile mais couvert de poils denses, hirsutes, brun-roux ; rachis (L = 7-9(15) cm de long, chaque segment interfoliolaire 1,5-2(3,5) cm) largement ailé : aile foliacée, oblongue à oblancéolée, large de (5)8-15 mm ; nervure du rachis tomenteuse ; glandes ostiolées petites (∅ ≤ 1 mm), parfois absentes au niveau des paires médianes de folioles ; folioles elliptiques, variations de dimensions [(3,5)6-10 × (1,5)-2-5 cm] peu importantes entre les paires inf. et les paires sup., acumen pointu, faiblement courbé, base cunéiforme à arrondie, peu asymétrique, limbe tomenteux face sup. et face inf., surtout sur les nervures ; feuilles juvéniles à limbe et glandes vert clair, couvertes de poils blanchâtres à brunâtre clair plus denses sur les nervures.

Inflorescences : grappes lâches portant 10-15 fleurs, isolées ou groupées par 2 à l'aisselle des feuilles âgées ; pédoncule pubescent long de 1-2 cm ; axe portant les fleurs 1-2 cm ; bractées linéaires de 2 mm, le plus souvent caduques ; fleurs sessiles ou portées par un pédicelle pouvant atteindre 4 mm ; calice (Lc = 4-7 mm) tubuleux ou infundibuliforme, strié longitudinalement, portant des poils épars, à lobes très courts, quelquefois réduits à de fines cuspides ; corolle (LC = 1,2-2(+) cm) tubuleuse, très fortement pubescente, de largeur variable à sa base ; Lc/LC = 1/3 à 1/4 ; tube staminal (Ls = 1,5-2,5 mm) exsert ou non exsert.

Gousse de 10-20 × 2-2,5 cm, plate, droite ou un peu arquée, marges légèrement saillantes, larges de ± 3 mm ; péricarpe assez rigide, un peu lignifié, entièrement couvert de poils hirsutes denses ; cotylédons ± 1,5 × 0,7 cm, vert foncé, parfois violacés.

Plantule (pl. V-5) fortement pubescente, feuilles 1-2 opposées unijuguées, dépourvues de glandes, stipules réduites.

Jeune plant (pl. VII-4) : le nombre de folioles augmente rapidement (jusqu'à 6-7 paires pour les feuilles d'ordre 8-10) ; les premières glandes orbiculaires, réduites (∅ < 1 mm), parfois légèrement stipitées, apparaissent vers les 8-10e feuilles, au niveau des paires extrêmes de folioles ; stipules linéaires, réduites ; pétiole et rachis ailés ; folioles allongées acuminées (3-6 × 1,5-2 cm) ; jeunes feuilles et tiges vertes, couvertes de poils hirsutes brun-roux (blanchâtres sur le limbe des très jeunes feuilles), très denses surtout sur les bourgeons, les nervures et autour des glandes. Port des jeunes feuilles dressé.

Remarques : cette espèce présente un important polymorphisme floral dû aux variations des dimensions du pédicelle, de la corolle, du calice et du rapport Lc/LC. L'aspect des feuilles et du fruit étant homogène, il ne paraît pas utile d'effectuer de séparation intraspécifique, ni de conserver la var. *sessiliflora* Ducke.

Distribution géographique : Guyane française, Surinam, Brésil (Pará).

Ecologie : amplitude écologique mal connue ; espèce abondante en végétation secondaire et rudérale dans la zone côtière ; sporadique en zone perturbée de haute forêt.

Matériel étudié : Benoist 1609, Gourdonville (fl.), 20.9.1914 ; s.n., Cayenne (fr.), 10.1900 ; Gandoger 68, Maroni (fr.), 1891 ; de Granville 2951, Montagne de Kaw (fr.), 13.06.1979 ; Leprieur s.n. (fl.), 1838 ; Lescure 720, Piste St-Elie (fl.), 5.10.1977 ; Mélinon s.n. (fl.), 1864 ; Oldeman B.1341, env.

Source : MNHN, Paris

de Kourou (fr.), 19.9.1967 ; Perrottet s.n., Cayenne (fl.), 1819 ; Poiteau s.n. (fr.), 1828 ; Poncy 297, Iracoubo (fr.), 6.12.1978 ; Sagot 164, Acarouany (fl.), 1857 (type) ; s.n., Mana (fl., fr.), 7.1855 ; Sagot s.n., Cayenne (fl.), 4.1859 ; Sastre 6018, Piste St-Elie (fl.), 23.9.1977 ; 6157, env. Kourou (fl.), 24.9.1978 ; Soubirou s.n., Cayenne (fl., fr.), 18.11.1921.

Ser. *Longiflorae* Benth.

Inga tubaeformis R. Ben. (fig. 11 h-k)
Bull. Soc. Bot. Fr. 46 : 390 (1920)
TYPE : Benoist 1491, Guyane française (P !)

Petit arbre ; écorce brun-rougeâtre ; rameaux cylindriques striés longitudinalement, portant de longs poils roux hirsutes.

Feuilles (3)4(5)-juguées ; stipules linéaires à lancéolées effilées (10 × 1-1,5 mm), persistantes, pubescentes ; glandes généralement pédicellées, très étroites (∅ < 1 mm) ; pétiole et rachis ailé, pulvinus et nervure très densément pubescents ; pétiole 2-3(4) cm ; rachis 6-10(13) cm (chaque segment 2-3 cm) ; aile elliptique large de 4-7 mm ; folioles étroitement elliptiques (paires inf. (2,5)3-8 × (1,5)2-3(4) cm ; paires sup. (5)6,5-13 × 1,5-3,5 cm) ; acumen effilé, base aiguë à arrondie, peu asymétrique ; nervures pubescentes sur les 2 faces ; limbe ± coriace, glabre et lisse face sup., portant des poils épars face inf. ; feuilles juvéniles rougeâtres.

Inflorescences : épis isolés (rarement par 2) à l'aisselle des feuilles adultes ; pédoncule court [0,5-1(1,5)] cm, très pubescent, rachis (1) ± 2(2,5) cm portant 6-12 fleurs sessiles ; bractées linéaires longues de 3-6 mm, pubescentes, persistantes ; calice (Lc = 1-1,2 cm) tubuleux, strié longitudinalement, faiblement pubescent, bilabié : 3 + 2 lobes effilés étroits de 1-2 mm, séparés par 2 sinus de 3-4 mm ; corolle tubuleuse (LC = (2)3,5-4,5 cm), fortement pubescente, à lobes aigus de 4-5 mm ; Lc/LC = 1/3 à 1/4 ; tube staminal (Ls = 4,5-6 cm) longuement exsert.

Gousse de 12-22 × 3 cm, très plate, légèrement arquée ; péricarpe rigide, à pubescence rousse moyennement dense ; marges peu élargies (≤ 5 mm), légèrement saillantes ; faces planes ; graines contiguës légèrement saillantes.

Plantule et forme juvénile inconnues.

Habitat : forêt dense, bords de cours d'eau.

Distribution géographique : Guyane française.

Matériel étudié : Benoist 1491, Gourdonville (fl.), 22.7.1914 (type) ; Oldeman B-882, Riv. Tonégrande (fr.), 13.1.1957 ; 1294, Bas-Oyapock (fl.), 19.5.1965 ; 2417, Bas-Oyapock (fl.), 3.7.1969 ; Sagot s.n., Acarouany (st.), 1855 ; Sastre 5484, Piste de St-Elie (fl.), 17.7.1977 ; Wachenheim 204, Maroni (fl.), 1921.

Remarque. Cette espèce est très proche : (1) de *I. longiflora* Benth., d'Amazonie brésilienne, dont le fruit est inconnu. Le type de *I. longiflora* diffère de *I. tubaeformis* par les stipules plus développées, les bractées plus longues, les fleurs pédicellées à corolle plus longue ; (2) de *I. blanchetiana* Benth. du Bahia, dont les feuilles sont identiques, mais dont les fleurs, portées par un axe beaucoup plus robuste et long, ont un calice régulier (5 lobes) et très pubescent.

Inga speciosa Spr. ex Benth.
Trans. Linn. Soc. 30 : 620 (1875)
var. *lomatophylla* Benth., *ibid.*
TYPE : Spruce 3097, Brésil (iso- P !)

Bentham (G.), 1876 — *in* Martius, Flora Bras., 15 (2) : 487
Ducke (A.), 1922 — Arq. J. Bot. Rio 3 : 59 (var. *membranacea*)
Ducke (A.), 1925 — *Ibid.*, 4 : 17 (var. *bracteifera*)

Source : MNHN, Paris

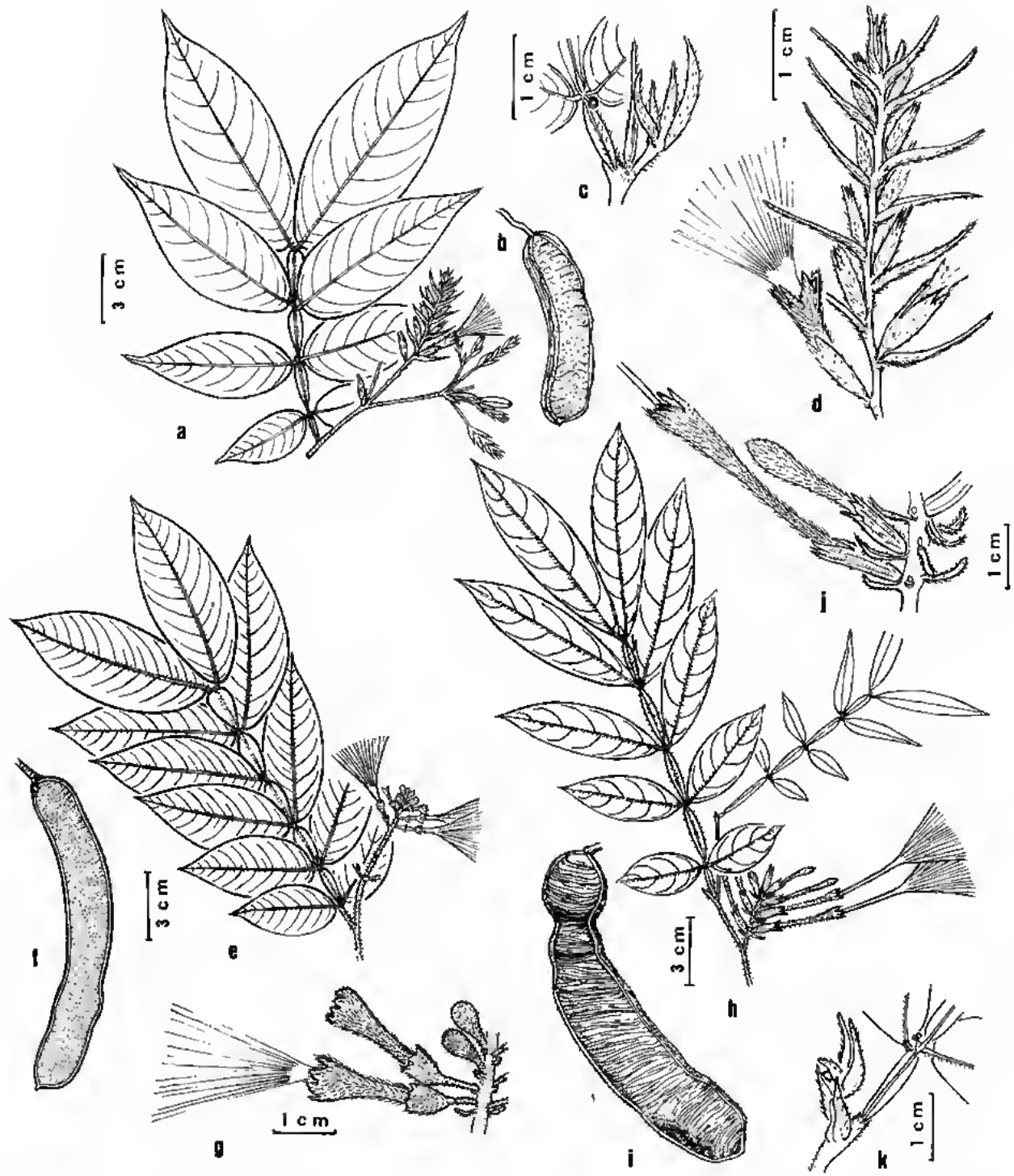


FIG. 11. — **a-d**, Ser. *Leptanthae* Benth., *Inga disticha* Benth. : **a**, rameau florifère ; **b** ; fruit (**a**, **b**, × 1/3) ; **c**, détail de l'extrémité d'un axe végétatif montrant la base foliaire, la glande stipitée et les stipules ; **d**, détail de l'inflorescence ; **e-g**, Ser. *Dysanthae* Benth., *Inga cayennensis* Sag. : **e**, rameau florifère ; **f**, fruit (**e**, **f**, × 1/3) ; **g**, détail d'une portion d'inflorescence ; **h-k**, Ser. *Longiflorae* Benth., *Inga tubaeformis* R. Ben. ; **h**, rameau florifère ; **i**, fruit (**h**, **i**, × 1/3) ; **j**, détail d'une portion d'inflorescence ; **k**, détail de l'extrémité d'un axe végétatif montrant les stipules, la base foliaire et la glande stipitée.

Source : MNHN, Paris

I. lomatophylla (Benth.) Pittier, Contr. U.S. Nat. Herb. 18 : 195 (1916)

Arbuste ou petit arbre, à écorce grise tachetée de blanc ; rameaux sillonnés, couverts d'un tomentum dense, brun-roux dans leurs parties jeunes, dépourvus de lenticelles ou à lenticelles déprimées, irrégulières.

Feuilles très grandes, 2-3 juguées ; stipules écailleuses, triangulaires aiguës (2-3 × 2-3 mm), tomenteuses. Pétiole et rachis fortement tomenteux ; pétiole (L = 4,5-6 cm) nu, aplati distalement, sillonné, très épais ou ailé (aile oblongue large de 6-7 mm) ; rachis 6-13 cm (chaque segment 5-7 cm) ailé ; aile oblongue à oblancéolée de 8-13 mm de largeur ; glandes petites (∅ ≤ 1 mm), ostiolées, peu saillantes, orbiculaires ou ovales transversalement ; folioles elliptiques larges (paire inf. 10-14 × (5)6-8 cm ; paire(s) sup. 18-28 × 8-14 cm) ; extrémité aiguë ou faiblement acuminée ; base aiguë à arrondie, faiblement asymétrique ; nervures densément tomenteuses sur les 2 faces ; limbe discolore, scabre face sup., finement pubescent face inf.

Inflorescences : épis groupés par 2-3 à l'aisselle des feuilles atrophiées de rameaux courts ; axe de ces rameaux épais, anguleux, pubescent ; pédoncule court (1-2 cm) ; rachis 3,5-5 cm, portant 30 à 40 fleurs en épi peu dense, bractées elliptiques à rhomboïdes (≈ 3 × 3 mm) á extrémité triangulaire ; pubescentes, caduques ; calice (Lc = 7-9 mm) tubuleux, finement pubescent, á 5 lobes irréguliers trés courts (± 1 mm) ; corolle (LC = 3-3,5 cm) tubuleuse, étroite, densément pubescente, á lobes aigus de 3-4 mm ; Lc/LC ≈ 1/4 ; tube staminal (Ls = 5-6 cm) longuement exsert.

Fruit : le seul spécimen fructifié connu (Ducke 16333, G !) provient du Pará (Brésil) et appartient à la variété typique. C'est un fruit immature plat, faiblement pubescent, de 15 × 2 cm.

Plantule et forme juvénile inconnues.

Habitat : végétation rudérale ou ripicole.

Matériel étudié : de Granville B-5153, Fl. Ouaqui (fl.), 30.7.1973 ; Oldeman B-1117, Riv. Comté (fl.), 22.7.1977 ; Prévost 1148, Route Cayenne-Régina (fl.), 6.7.1982.

Remarque : les 3 spécimens guyanais ont été attribués à la variété *lomatophylla*, que Pittier a érigée au rang d'espéce. Nous ne suivrons pas Pittier, mais, en accord avec Ducke (1925 : 17) nous considérerons toutes les variations comme intraspécifiques, en attendant de pouvoir examiner un matériel plus abondant du complexe *speciosa*.

Ser. *Leptanthae* Benth.

Inga disticha Benth. (fig. 11 a-d)
Hook J. Bot. 2 : 143 (1840)
TYPE : Schomburgk 25, Guyana (iso-, P !)

Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 619
Ducke (A.), 1925 — Ibid. 6 : 13 (var. *negrensis*)
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle, Fl. Surinam 2 (2) : 302

I. crevauxii Sagot, Ann. Sc. Nat. 6 : 331 (1882) (type Crévaux s.n., Guyane Fse, P !), *syn. nov.*

Arbuste ou petit arbre ; écorce gris clair ; rameaux irréguliers pubescents (poils hirsutes brun-roux) dans leurs parties jeunes, lenticelles brunes verruqueuses.

Feuilles 3-4 juguées ; stipules lancéolées á extrémité effilée (5-10 × 2-3 mm à la base), tardivement caduques, pubescentes face inf. ; pétiole ailé (rarement marginé), court (L = (0,8)1-1,5(2) cm) ; rachis (L = (4)6-9(11) cm), chaque segment (1,5)2-2,5(3) cm) ailé, éparsément pubescent ; aile du pétiole et du rachis oblongue à elliptique, large de 4-7 mm ; glandes en coupe subsessile à pédicellée, orbiculaire, de ∅ ≤ 1 mm ; folioles elliptiques à lancéolées, souvent falciformes (paires inf. (2,5)4-8 × (1)2,5-3 cm), paires sup. (6,5)9-14 × (2)3,5-5 cm ; acumen long et effilé, base arrondie à obtuse, généralement peu asymétrique. Limbe papyracé, face sup. finement tomenteuse, légérement scabre, face inf. tomenteuse ; feuilles juvéniles rouge rosé à pubescence blanchâtre.

Source : MNHN, Paris

Inflorescences : épis groupés par 2-4(5) à l'aisselle des feuilles adultes ou juvéniles ; pédoncule grêle court (L = 1-2 cm), rachis allongé (4-5 cm) portant 12 à 20 fleurs en épi lâche, et disposées de façon distique ; bractées naviculaires, lancéolées et ± longuement effilées à l'extrémité [(5)7-10(12) × 1-2 mm], tomenteuses ; fleurs sessiles ; bouton floral allongé effilé ; calice tubuleux (Lc = 6-8 mm), plus ou moins densément pubescent, à 5 lobes effilés (1-2 mm), réguliers, avec un sinus plus profond ; corolle (LC = (1,2)1,5-2(2,3) cm) tubuleuse, très pubescente, lobes aigus de ± 2 mm ; Lc/LC = ± 1/2 ; tube staminal peu exsert ou non exsert.

Gousse de 6-9 × 2 cm, brun jaunâtre à maturité et couverte de poils roux, mucronée ; marges élargies de 0,6-1 cm, sillonnées longitudinalement, non saillantes ; faces un peu bombées, très finement striées longitudinalement ; calice persistant.

Forme juvénile non étudiée, mais observée sur le terrain : folioles plus étroites que sur l'adulte, à limbe souple, pubescent ; jeunes feuilles rosées à pubescence blanche (pl. V-1).

Habitat : forêt primaire et bords des cours d'eau.

Distribution géographique : Guyanes, Amazonie brésilienne.

Matériel étudié : Crévaux s.n., Ht Maroni (fl.), 1877 (type de *I. crevauxii* Sag.) ; Granville B-3670, Riv. Gd Inini (fl.), 4.9.1970 ; B-3692, ibid. (fl.), 5.9.1970 ; Grenand 1286, Trois-Sauts (fr.), 13.5.1976 ; Grenand 1504, Trois-Sauts (fl.), 19.9.1977 ; Jacquemin 1731, Trois-Sauts (fl.), 20.10.1975 ; 2099, Bas Oyapock (fl.), 13.9.1977 ; Oldeman T-966, Trois-Sauts (fl.), 5.9.1973 ; B-3525, Riv. Gd Inini (fl.), 20.8.1970 ; Prévost & Grenand 2025, Bas Oyapock (fr.), 10.4.1981 ; Poncy 451, Riv. Arataye (fr.), 19.2.1981 ; Schnell 11716, Maripasoula (fl.), 2.9.1961 ; S. F. 7890, Riv. Tampoc (fl.), 20.9.1961.

Sect. **Euinga** Benth. [1]

Ser. *Tetragonae* Pitt.

Inga bracteosa Benth. (fig. 12 a-e)
Hook. Lond. J. Bot. 4 : 609 (1845)
TYPE (LECTO-) : Schomburgk 695, Guyana (iso-, P !)

Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 62
Jansen-Jacobs (M.), 1976 — *in* Pulle, Fl. Surinam, Add. & Corr. 2 (2) : 638.

Petit arbre atteignant 10-12 m × 30 cm ; écorce brun foncé à rougeâtre, bois jaune ; rameaux glabres, anguleux, striés longitudinalement à cannelés, portant peu de lenticelles très petites.

Feuilles (2)3(4)-juguées : stipules foliacées, lancéolées, de 10-15(17) × 4-6(8) mm, à nervures fasciculées saillantes, à bords pubescents, généralement persistantes ; pétiole (3,5)4-6(7) cm de longueur, nu, finement sillonné, glabre ou à pubescence éparse (ailé sur 2 spécimens stériles : rejets ? formes juvéniles ?) ; rachis (feuilles 3-juguées : L = 9-13 cm, chaque segment 4,5-7 cm) ailé, parfois seulement sur la moitié distale de chaque segment, aile oblongue large de 5-9(13) mm ; mucron terminal souvent persistant, linéaire, long de 1-1,5 cm ; glandes en coupe orbiculaire étroite (∅ ≤ 1 mm) et longuement pédonculée (pédonc. 2-5(+) mm), rarement subsessile et plus large (jusqu'à 2 mm de ∅) ; folioles elliptiques larges (paire inf. (11)13-16 × (5)7-8 cm ; paires sup. 15-22 × (6)7-12 cm) ; extrémité apiculée à acuminée, base asymétrique, arrondie ou légèrement cordée ; pulvini pubescents ; limbe papyracé légèrement scabre, portant des poils épars sur les 2 faces ; feuilles juvéniles densément pubescentes.

Inflorescences : épis groupés par 2-4 à l'aisselle des feuilles adultes ou juvéniles ; pédoncule (L = (5)7-9(10) cm) glabre ou légèrement pubescent, finement sillonné ; rachis 3-5 cm, portant 15-25 fleurs en épi peu dense, bractées développées, foliacées, lancéolées, de 1,8-2,5(3) cm × 3-5 mm, persistantes ; fleurs sessiles ; calice (Lc = (2)3-3,5(4) cm) tubuleux, finement strié, glabre ou faiblement pubescent, à 5 lobes irréguliers effilés (L = 2,5-3,5 mm) ; corolle (LC = (4,5)5-6 cm) densément pubescente ; Lc/LC un peu < 1/2 ; tube staminal (Ls = 6-8 cm) exsert.

1. Bien qu'elle ne soit plus autorisée par le Code Intern. Nom. Bot., nous conservons cette désignation de Bentham pour des raisons pratiques, en attendant la révision globale du genre.

Source : MNHN, Paris

Gousse (immature) volumineuse (≈ 40 × 4 cm), plate (probablement tétragone à maturité), glabre ; marges élargies (1 à 1,5 cm), ailées ; faces finement ridées transversalement.

Plantule et forme juvénile inconnues.

Habitat : végétation secondaire non ripicole ; absente dans la région côtière.

Distribution géographique : Guyanes, Pará.

Matériel étudié : Granville B-5379, Saül (fl.), 16.10.1976 ; Grenand 1141, Trois-Sauts (fl.), 14.9.1975 ; Lescure 296, Trois-Sauts (fl.), 25.10.1974 ; 493, Trois-Sauts (fl.), 9.11.1974 ; 564, Trois-Sauts (fr.), 8.3.1975 ; Mori *et al.* 14846, 14882, Saül (fl.), 7.9.1982 ; Oldeman B-4095, Saül (fl.), 27.8.1971 ; Perrottet s.n. (fl.), 1820 ; Poiteau s.n., 1819 (G !) ; Prévost 761, Saül (fl.), 13.9.1979.

Remarques : (1) Lectotype : dans la description originale de *I. bracteosa*, Bentham cite « Schomburgk, 2nd coll., 695 (1080) ». Les collections du MNHN possèdent les deux spécimens « Schomburgk 695 » et « Rich. Schomburgk 1080 », dont la ressenblance indique d'ailleurs qu'ils correspondent sans doute à la même récolte. Nous choisissons comme lectotype le spécimen 695, qui possède des fleurs épanouies. (2) Affinités avec *I. macrophylla* H.B.K. : les spécimens du Pará rapportés à cette espèce, notamment par Ducke, semblent appartenir plutôt à *I. bracteosa*. Le type de *I. macrophylla* (Bonpland s.n., P !) diffère de celui de *I. bracteosa* par son inflorescence beaucoup plus réduite. L'examen d'un matériel plus abondant permettra peut-être de placer *I. bracteosa* dans la synonymie de *I. macrophylla*, et probablement de rattacher cet ensemble au complexe *sapindoides* du Venezuela et d'Amérique Centrale.

Inga nuda Salzm. ex Benth. (fig. 12 ; Pl. III-3,4)
Hook. Lond. J. Bot. 4 : 607 (1845)
TYPE : Salzmann s.n., Bahia, Brésil (iso-, P !)

Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 618 ; 627 (*I. comewynensis*)
Bentham (G.), 1876 — *in* Martius, Flora Bras., 15 (2) : 484
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle, Fl. Surin. 2 (2) : 302 (*I. comewynensis*)
Jansen-Jacobs (M.), 1976 — *in* Pulle, Fl. Surin., Add. & Corr. 2 (2) : 631 (*I. comewynensis*)

I. prieurei Sagot, Ann. Sc. Nat. 6 (13) : 332 (1882) (type Leprieur s.n., P !)
I. perrotteti Sagot, *ibid.* : 334 (1882) (type Perrottet s.n. P !), *syn. nov.*
I. comewynensis Miq., Stirp. Surin. Sel. : 1 (1851) (type Focke 392, U !), *syn. nov.*

Arbre moyen ; rameaux glabres, brun clair, lenticellés, ± anguleux.

Feuilles (3)4-juguées ; stipules lancéolées, 5-8(10) × 1-2(3) mm, tomenteuses, ± persistantes ; pétiole (L = 1-3,5 cm) tomenteux, nu ou ailé ; rachis (L = 10-12(15) cm, chaque segment 2,5 cm-3,5 cm) tomenteux, le plus souvent largement ailé (aile arrondie ou triangulaire à l'extrémité, de 5-12 mm de largeur) ; glandes orbiculaires saillantes, sessiles ou légèrement stipitées, ∅ = 1 mm ; folioles elliptiques acuminées, (paires inf. (3)5-10 × 2,5-5 cm, paires sup. 10-16(20) × 5-7 cm, à base obtuse ou légèrement cordée, presque symétrique ; limbe légèrement scabre, nervures tomenteuses et saillantes face inf. ; feuilles juvéniles couvertes d'un tomentum dense brun-jaunâtre, glandes vertes, folioles à acumen long et étroit.

Inflorescences : 1 ou 2 épis par aisselle ; pédoncule robuste épais (2-3 mm), de longueur variable (1-7 cm) ; rachis 2-5 cm, portant 40 à 50 fleurs serrées ; bractées linéaires de 5-10 mm, généralement persistantes, calice (Lc = 1-1,5 cm) tubuleux, strié longitudinalement, glabre ; corolle (LC = 1,5-2 cm) tubuleuse, couverte de poils denses apprimés, à lobes de 2-3 mm ; Lc/LC = 1/2 à 2/3 ; tube staminal non exsert.

Gousse de 15-20 × ± 1,5 cm, à péricarpe épais lignifié, vert sombre à maturité, glabre, mucroné, faces très finement striées transversalement à lisses ; marges saillantes, dilatées (≈ 1 cm de largeur), lenticellées ; endocarpe abondant ; graines petites à pulpe peu abondante ; cotylédons bruns, env. 1 × 0,5 cm.

Plantule : feuilles 1 et 2 opposées ; stipules réduites (L = ± 5 mm), pétiole largement ailé

Source : MNHN, Paris

(jusqu'à 1 cm sous l'insertion des folioles), folioles de 5 × 2,5 cm, à base obtuse, fortement asymétrique, à limbe souple, gaufré, portant des poils blancs épars.

Forme juvénile : les premières feuilles bijuguées sont d'ordre 10-12 ; les folioles terminales atteignent 15 × 8 cm ; feuilles juvéniles vertes, pubescentes, dressées ; stipules atteignant 10 mm ; glandes vertes orbiculaires ou triangulaires ; plage centrale blanche.

Habitat : bord des cours d'eau (pl. III-3,4) ; forêt secondaire.

Distribution géographique : Guyanes, E du Brésil.

Matériel étudié : Feuillet 55, Île de Cayenne (fl.), 19.11.1980 ; Geay 1891, Riv. Ouanary (fl.), 1900 ; Lemée s.n. (fl.) ; Leprieur 347 (fl.), 1838 ; s.n. (fl.), 1850 (type de *I. prieurei*) ; Martin s.n., Cayenne (fl.) ; Mori & Boom 15025, Saül (fl.), 2.10.1982 ; Perrottet s.n. (type de *I. perrotteti*) ; Poncy 248, Fl. Approuague (fl.), 21.11.1978 ; 256, Île de Cayenne (bord de mer, st.), 27.11.1978 ; 470, Riv. Arataye (fr.), 27.11.1981 ; Prévost 810, Mt Mahury (fl., fr. juv.), 8.10.1979 ; Soubirou s.n, Cayenne (fr.).

Remarque : le spécimen-type de l'espèce brésilienne *I. nuda* diffère de celui de *I. comewynensis* par le rachis foliaire dépourvu d'aile et la corolle plus allongée. L'étude du matériel guyanais rapporté à *I. comewynensis* (+ *I. prieurei, I. perrotteti*) montre des variations : de la longueur du calice et de la corolle, et du rapport Lc/LC ; de l'aspect du rachis, ± ailé ; des dimensions de l'axe inflorescentiel et des bractées florales ; aussi la distinction entre l'espèce guyanaise et l'espèce brésilienne ne paraît-elle pas justifiée.

Inga rubiginosa (Rich.) DC (Fig. 12 i-l)
Prod. 2 : 434 (1825)
Mimosa rubiginosa Rich.
Act. Soc. Hist. Nat. Paris : 113 (1792)
TYPE : Leblond s.n., Cayenne (non vu)

Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 627
Sandwith (A.), 1931 — Kew Bull. 1931 : 369
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle, Fl. Surinam 2 (2) : 298
Ducke (A.), 1950 — Bol. Técn. Inst. Agron. Parà, 19 : 43

Grand arbre atteignant 35 m × 50 cm ; rhytidome gris clair ; rameaux tomenteux, de couleur brun rouge, ponctués de nombreuses petites lenticelles claires.

Feuilles 4-juguées ; stipules réduites et très précocement caduques, triangulaires ou arrondies, plus larges que longues (≈2 × 1,5 mm), tomenteuses ; pétiole (L = (2)2,5-3,5 cm) nu, ± sillonné et rachis (L = 8-12 cm, chaque segment 2,5-4 cm) marginé ; pétiole et rachis densément tomenteux ; glandes sessiles, larges (∅ = 1-2 mm) et aplaties, orbiculaires ; folioles elliptiques (paires inf. 6-11 × 3-5,5 cm ; paires sup. 13-17(20) × 6-8(10) cm) ; extrémité aiguë, apiculée ou faiblement acuminée ; base variable, aiguë à arrondie ou obtuse, ± asymétrique ; limbe épais, vert sombre, face sup. légèrement scabre, nervures tomenteuses, face inf. tomenteuse, rousseâtre argenté.

Inflorescences : épis groupés par 2-4 à l'aisselle des feuilles adultes ou sur des rameaux courts ; pédoncule finement sillonné, tomenteux, parfois ± aplati, court (L = 1-3 cm) ; rachis 2-4 cm portant 10 à 20 fleurs en épi lâche ; bractées triangulaires cucullées (2-3 × 2-3 mm), tomenteuses, très précocement caduques ; fleurs sessiles, calice (Lc = 4-6 mm) campanulé, tomenteux, à lobes à peine marqués, corolle (LC = 2-2,5 cm) tubuleuse, densément tomenteuse, bosselée et plissée sur le bouton floral ; lobes de 2-3 mm de longueur ; Lc/LC = 1/4 à 1/5 ; tube staminal (Ls = 2-2,8 cm) non exsert ou faiblement exsert.

Gousse longue de 33 cm, acuminée, brun verdâtre à maturité, de section quadrangulaire ; marges dilatées de 1-1,5 cm légèrement saillantes, arrondies ; faces larges de 2 cm, tomenteuses, ornementées de rides transversales saillantes arrondies.

Plantule et forme juvénile non étudiées à partir de graines identifiées, mais observées sur le terrain : les caractères foliaires de l'adulte sont reconnaissables sur le jeune plant.

Habitat : forêt primaire.

Source : MNHN, Paris

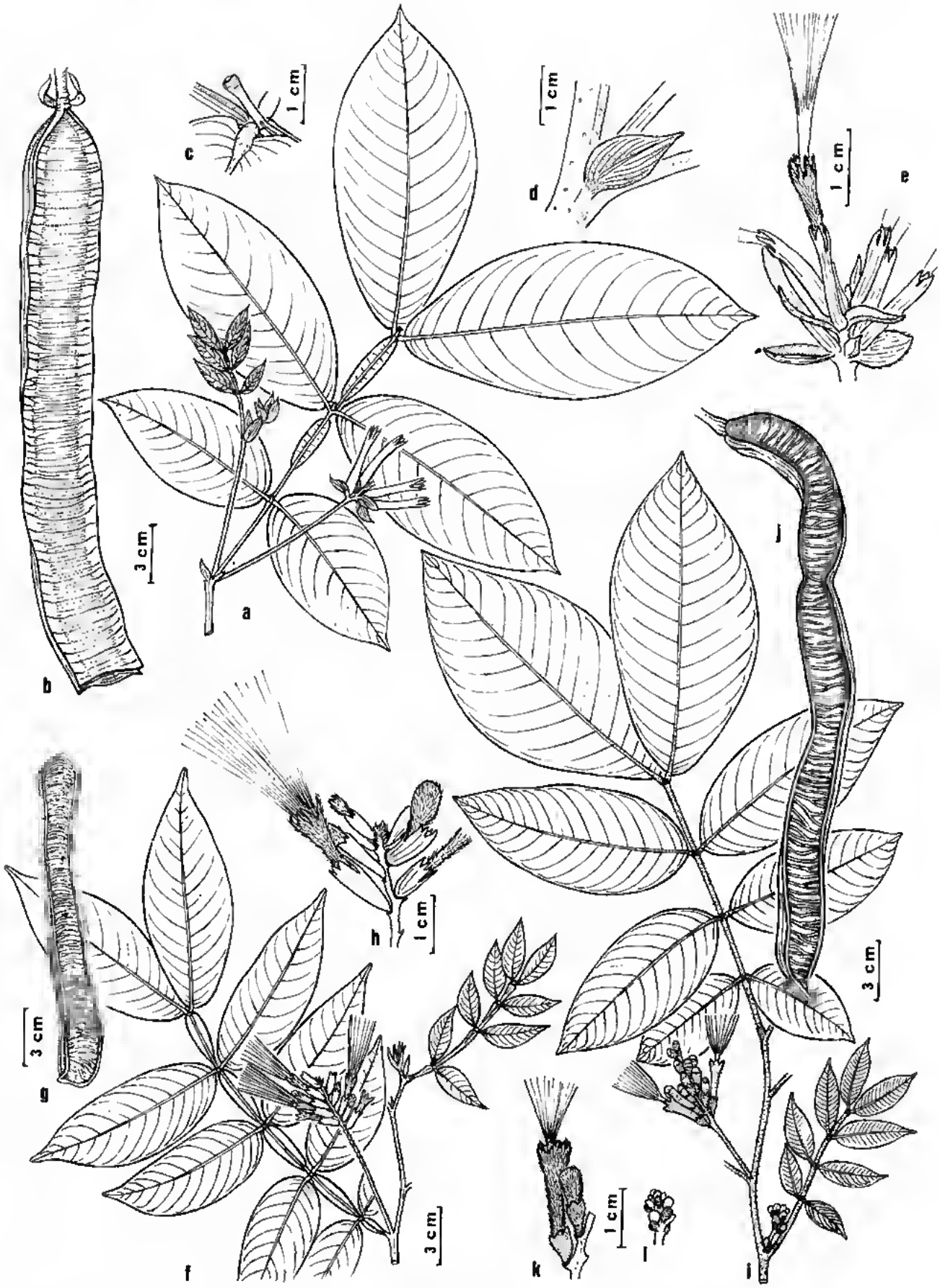


FIG. 12. — Trois espèces de la Ser. *Tetragonae* Pitt. — **a-e**, *Inga bracteosa* Benth. : **a**, rameau avec inflorescence juvénile et feuille juvénile ; **b**, fruit, (**a**, **b**, × 1/3) ; **c**, détail d'une glande stipitée ; **d**, détail d'une stipule ; **e**, détail de l'inflorescence ; **f-h**, *Inga nuda* Salzm. ex Benth. ; **f**, rameau florifère et feuille juvénile ; **g**, fruit (**f**, **g**, × 1/3) ; **h**, détail de l'inflorescence ; **i-l**, *Inga rubiginosa* (Rich.) DC : **i**, rameau florifère et feuille juvénile ; **j**, fruit (**i**, **j**, × 1/3) ; **k**, fleurs ; **l**, détail d'une jeune inflorescence montrant les bractées.

Source : MNHN, Paris

Distribution géographique : Guyanes, Amazonie brésilienne.

Matériel étudié : Martin s.n. (fl.) ; Oldeman B-723, J. B. ORSTOM Cayenne (fl.), 16.11.1966 ; Perrottet s.n. (fl.) ; Poiteau s.n. (fl.), 1879 ; Sastre 6121, piste Ste-Elie (fl.), 15.9.1978 ; SF 52-M, rég. St-Laurent (fl.), 13.8.1953 ; 216-M, Acarouany (fl.), 20.9.1954 ; 7411, rég. St-Laurent (fr.), 24.3.1956 ; 7534, rég. St-Laurent (fl.), 18.8.1956 ; Sagot s.n., Acarouany (fl.), 1856 ; Wachenheim 385, Rég. St-Laurent (fl.), 23.6.1921.

Remarque : le spécimen de Leblond n'a pas été retrouvé dans l'herbier de Paris ; le spécimen de l'herbier De Candolle (G !) porte la seule mention « Muséum de Paris, 1821 », sans nom du récolteur, et ne semble pas être celui de Leblond décrit par Richard.

Ser. *Sulcatae* Pitt. (Ser. *Inga* León)

Inga edulis (Vell.) Mart. (fig. 13 f-j ; Pl. VI, 5-6)
Herb. Flora Bras., Beibl : 113 (1837)
Mimosa Ynga Velloso
Fl. Flum. 11 : 431 (1827), et Ic. 11, tab. 3
TYPE : t. 3 *in* Velloso, Icones Fl. Flum.

Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 630
Bentham (G.), 1876 — *in* Martius, Flora Bras. 15 (2) : 497, pl. 136
Ducke (A.), 1922 — Arq. J. Bot. Rio 3 : 62 (*I. scabriuscula*)
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle, Fl. Surin. 2 (2) : 303 (*I. scabriuscula*)
Macbride (F.), 1943 — *in* Fl. Peru, Field Mus. Nat. Hist., Bot. 13 (3) : 22
Standley (P. C.) & Steyermark (J. A.), 1946 — *in* Fl. Guatemala, Fieldiana Bot. 24 (5) : 37
Schery (R. W.), 1950 — *in* Fl. Panama, Ann. Miss. Bot. Gard. 37 (2) : 208-209 (var. *minutula* Schery)
León (J.), 1966 — Ann. Miss. Bot. Gard. 53 : 333
Cavalcante (P.), 1972 — Fr. Comest. Amaz., *in* Pap. Av. Mus. Goeldi 17 : 69, fig. 31

I. benthamiana Meissn., Linnaea 21 : 253 (1848) (type Kegel, P !)
I. scabriuscula Benth., Hook. Lond. J. Bot. 4 : 606 (1845) (type Hostmann 887, P !)

Arbre moyen (atteignant 25 m × 30 cm) ; rhytidome gris à brunâtre clair, lenticelles nombreuses régulières ; rameaux arrondis, couverts d'un tomentum brun dans leurs parties jeunes, avec cannelures longitudinales saillantes.

Feuilles (3)4(5)-juguées ; stipules tomenteuses, linéaires, L = 5-7 mm, généralement caduques ; pétiole nu, anguleux, légèrement aplati distalement, L = 2-3 cm ; rachis (L = 6-10(15) cm, chaque segment 2-3(3,5) cm) muni d'une aile elliptique à obovale large (0,5-1,5(2) cm) ; glandes volumineuses, en coupe ovale ou réniforme, plus large que le rachis (2-3 × 1-2 mm) ; folioles elliptiques (paires inf. 5-9(10) × (2)2,5-4 cm, paires sup. 8-12(15) × 4-6 cm), à base arrondie, peu asymétrique, à acumen effilé, limbe papyracé, nervures finement tomenteuses sur les deux faces ; feuilles juvéniles rouge sombre à brun rougeâtre, sauf les acumens et les nervures qui restent verts.

Inflorescences : épis groupés par (2)3-6(8) à l'aisselle des feuilles adultes ou juvéniles ; pédoncule court (L = 2-3 cm) ; rachis allongé (3-4(+) cm), portant ± 30 fleurs disposées un peu lâchement ; bractées naviculaires (5-7 × 1-3 mm), rubanées ou triangulaires, engainant la base du calice, à extrémité aiguë ou apiculée, caduque ; fleurs sessiles ; calice (Lc = 5-6 mm ; 8 mm sur Lescure 371) tubuleux, tomenteux, à 5 lobes réguliers de 1-1,5 mm ; corolle (LC = 12-14 mm) tubuleuse, densément pubescente ; Lc/LC un peu < 1/2 ; tube staminal non exsert.

Gousse cylindrique, profondément sillonnée (20-30 × 1-1,5 cm) ; faces complètement disparues au profit des marges hypertrophiées ; péricarpe vert brunâtre finement tomenteux ; graines disposées dans le sens longitudinal (cf. PONCY, 1984, fig. 2) ; cotylédons noir brillant.

Plantule et forme juvénile (remarque : les plantules ont été obtenues par semis de graines reçues de Belém (P. Cavalcante, 4.1978, cf. PONCY, 1984) et provenant de fruits très volumineux de la forme

Source : MNHN, Paris

cultivée en Amazonie, qui n'existe pas en Guyane ; ces graines atteignent 3 cm de longueur, alors que celles des arbres de Guyane ne dépassent pas 1,5 cm). — Plantule (fig. 13-i) : épicotyle pubescent ; feuilles 1 et 2 opposées, 1-juguées, à pétiole (L = 2-3 cm) largement ailé (1-2 cm) ; glandes orbiculaires réduites ; foliole elliptique de 5-6 × ≈ 3 cm. — Jeune plant (fig. 13 f-h, j ; pl. VII-1, XI) : les premières feuilles 4-juguées sont d'ordre 15-17 ; l'aile du pétiole diminue progressivement jusqu'à disparaître totalement à partir de la 30e feuille (fig. 13-j) ; les glandes se différencient pour atteindre l'aspect caractéristique réniforme (pl. VI-5) à partir de la 15e feuille, leurs dimensions atteignent 3 × 2 mm, plage intérieure blanchâtre.

Habitat : forêt primaire et bord des cours d'eau ; absent de la région côtière.

Distribution géographique vaste, correspondant à peu près à celle du genre, excepté les Petites Antilles et l'extrême sud du Brésil.

Matériel étudié : Aubréville 378, Riv. Comté (fl., fr.), 4. 1961 ; Cremers 6504, Saül (fl.), 31.8.1980 ; Jacquemin 1714, Trois-Sauts (fl.), 18.10.1975 ; Lescure 367, 371, Trois-Sauts (st.) ; Martin s.n., (fl., fr. juv.) ; Mélinon s.n. (fl.), 1863 ; Poncy 119, Riv. Arataye (fl.), 13.10.1978 ; 378, Riv. Arataye (fr. immat.), 12.2.1981 ; Sagot 965, Acarouany (fl.), 1858 ; Sastre 5632, Riv. Arataye (fl.), 13.9.1977 ; Sastre & Moretti 3827, Ht Maroni (fr.), 20.4.1975 ; Schnell 11533, Maripasoula (plantules), 29.8.1961 ; S. F. 7892, Riv. Tampoc (fl., fr.), 9.1961 ; 296-M, Riv. Mana (fr.), 17.12.1954.

Inga ingoides (Rich.) Willd. (pl. 1-3 ; VII, 1-4)
Sp. Pl. 4 : 1012 (1806)
Mimosa ingoides Richard
Act. Soc. Nat. Paris 1 : 113 (1792)
TYPE : Leblond s.n. (Herb. Juss. 14520, P !)

Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 631
Bentham (G.), 1876 — *in* Martius, Flora Bras. 15 (2) : 499
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle, Fl. Surin. 2 (2) : 294
Macbride (F.), 1940 — *in* Fl. Peru, Field Mus. Bot. Ser. 13 (3) : 25
León (J.), 1966 — Ann. Miss. Bot. Gard. 53 : 342

I. galibica Duch. & Walp., Linnaea 23 : 747 (1850) (type Duchassaing s.n., P !)
I. merianae Splitg. Pl. Nov. Sur. : 19 (1842) (type Splitgerber s.n., P !)

Arbuste ou petit arbre jusqu'à 10 m de hauteur, à port très étalé ; rhytidome grisâtre, lenticelles claires épaisses ; rameaux anguleux, tomenteux, traces des segments foliaires saillantes, brunâtres.

Feuilles 4-5-juguées ; stipules pubescentes rubanées à lancéolées, 6-8 × 1-2 mm, caduques ; pétiole et rachis densément tomenteux (poils roux) ; pétiole (L = 1,5-3 cm) nu à marginé, rarement ailé dans sa partie distale ; rachis (L = 9-15 cm, chaque segment 2-4 cm) ailé, aile elliptique à oblongue large de 5 à 12(15) mm, toujours plus large sur les segments distaux ; glandes ostiolées ou cupuliformes, orbiculaires ou ovales, (∅ = 1-1,5 mm) ; folioles elliptiques (paires inf. (4)5-10 × (2)2,5-3,5(4) cm ; paires sup. 8-14(17) × (3)4-6(7) cm), base arrondie, presque symétrique à fortement asymétrique (bord supérieur arrondi, bord inférieur droit aigu), extrémité aiguë, apiculée ou faiblement acuminée ; limbe souple, tomenteux sur les deux faces mais plus densément sur la face inf.

Inflorescences : épis groupés par (1)2-3 à l'aisselle des feuilles adultes ou des très jeunes feuilles à l'extrémité des rameaux ; pédoncule (L = (2)3-6 cm) épais, anguleux, sillonné longitudinalement, densément tomenteux ; rachis (L = 2-3(4) cm) portant 15-20 fleurs pédicellées en épi lâche ; bractées (L = 3-5 mm) linéaires, naviculaires et recourbées à l'extrémité, caduques ; pédicelle 3-5 mm ; bouton floral ovoïde, apiculé ; calice campanulé (Lc = 8-10 mm), large de 3-4 mm, tomenteux, à 5 lobes ± réguliers, aigus, de 2-3 mm ; corolle infundibuliforme (LC = (1,2)1,5(1,8) cm), densément tomenteuse, lobes de 2-3 mm ; Lc/LC = 1/2 à 2/3 ; tube staminal non exsert.

Gousse subcylindrique (pl. 1-3), sillonnée, de (12)15-25 cm, effilée à l'extrémité ou acuminée ; péricarpe peu rigide, tomenteux, brun jaunâtre à maturité ; 2 sillons plus larges marquent les faces ;

Source : MNHN, Paris

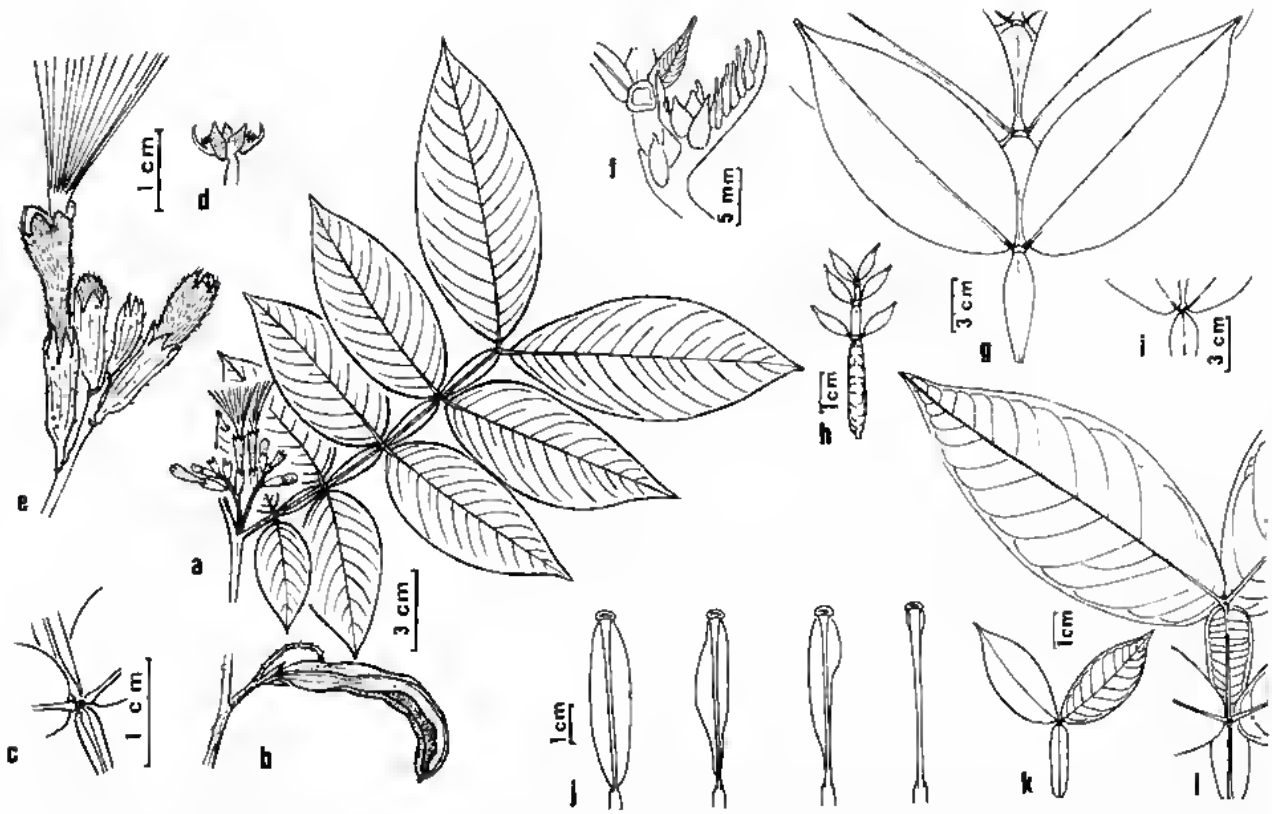


FIG. 13. — Ser. *Sulcatae* Pitt. — **a-e**, *Inga meissneriana* Miq. : **a**, rameau florifère ; **b**, fruit (**a**, **b**, × 1/3) ; **c**, détail d'une portion de feuille ; **d**, détail de l'extrémité d'un axe végétatif montrant les stipules ; **e**, détail de l'inflorescence ; **f-j**, forme juvénile de *Inga edulis* (Vell.) Mart. : **f**, détail de l'apex de l'épicotyle au niveau de la 25e feuille ; **g**, feuille d'ordre 12 sur l'épicotyle, à 3 p. folioles ; **h**, feuille juvénile en cours d'expansion ; **i**, première feuille de l'épicotyle, à 1 paire de folioles. glande foliaire réduite ; **j**, réduction progressive de l'aile du rachis entre la 30e et la 40e feuille de l'axe primaire ; **k**, **l**, forme juvénile de *Inga ingoides* (Rich.) Willd. : **k**, première feuille de l'épicotyle ; **l**, neuvième feuille.

calice persistant ; 15 à 20 graines disposées dans le sens longitudinal ; cotylédons (1-1,5 × 0,5-0,8 cm) noirs, asymétriques.

Plantule à feuilles 1 et 2 opposées, unijuguées (fig. 13-k ; pl. VI-1), finement pubescentes ; stipules linéaires (5 × 1,5 mm) ; pétiole ailé de longueur égale ou légèrement inférieure à celle des folioles ; glande ostiolée très réduite, à peine visible à l'œil nu ; folioles elliptiques (3-4 × 1-2 cm) à extrémité aiguë.

Jeune plant (fig. 13-l ; pl. VI 2-4 ; VIII-3) : les premières feuilles 4-juguées sont d'ordre 12-15 sur l'axe primaire ; stipules sans changement au cours de la croissance ; pétiole et rachis largement ailés : aile de forme variable et de largeur croissant du pétiole au segment distal du rachis ; glandes se différenciant à partir des feuilles 3-4 juguées, devenant saillantes, aplaties, à contour carré ou triangulaire (largeur jusqu'à 2 mm, mais toujours moins large que le rachis), plage centrale blanchâtre ; folioles elliptiques (5-10 × 4-6 cm pour les feuilles 5 à 15) ; les feuilles d'ordre plus élevé ont des dimensions supérieures et celles de la paire distale sont 3 fois plus grandes que celles de la paire proximale) ; limbe légèrement coriace et gaufré, portant des poils clairs, hirsutes ; très jeunes pousses vert clair ; pilosité rousse dense sur la face inférieure du rachis ; port des jeunes feuilles dressé.

Habitat : végétation secondaire et forêt basse sur sable de la bande côtière.

Distribution géographique (v. fig. 6) : Guyanes, Antilles, Trinidad, Venezuela, Brésil.

Matériel étudié : Benoist 1464, Kourou (fl., fr. juv.), 11.7.1914 ; Crévaux s.n., Kourou (fl.), 3.1877 ; Gabriel s.n. (fl.), 1802 (G. !) ; Jacquemin 1869, Cayenne (fl.), 2.4.1976 ; 2213, Cayenne (fl.), 22.3.1978 ; Leguillou s.n., Cayenne (fl.), 1857 ; Lemée s.n. (fl., fr.), 5.3.1901 ; Leprieur s.n. (fl.) ; Lescure 714, Les Hattes (fl.), 21.9.1977 ; Mélinon 125 (fl.), 1863 ; Mélinon s.n., Riv. Mana (fl.) ; Perrottet s.n., Cayenne (fl.), 1820 ; Poncy 279, Tonate (fl., fr.), 1.12.1972 ; 298, Iracoubo (fr.), 3.12.1978 ;

Source : MNHN, Paris

Prévost 480, Cayenne (fl.), 24.3.1979 ; 608, Rte Cayenne-St-Laurent (fl.), 19.6.1979 ; 792, Cayenne (fl.), 15.9.1979 ; 799, Kourou (fl., fr.), 19.9.1979 ; Sagot 163, Acarouany (fl.), 1857 ; s.n., Acarouany (fl. fr.), 1854 ; Soubirou s.n., Cayenne (fr.).

Remarque : nous choisissons, en attendant d'avoir examiné un matériel plus abondant, de ne pas réunir *I. ornata* Kunth, de Colombie, à *I. ingoides* ; le matériel colombien présente quelques différences morphologiques et est géographiquement dissocié de l'aire de répartition actuellement connue de *I. ingoides*.

Inga meissneriana Miq. (fig. 13 a-e ; pl. III, 3, 4)
Stirp. Surin. Sel. : 2 (1851)
TYPE : Focke 1143, Surinam (U !)

Bentham (G.), 1875 — Trans. Linn. Soc. 30 : 629
Kleinhoonte (A.), 1940 — *in* Pulle, Fl. Surin. (2) : 302

Arbuste ou petit arbre ; rameaux grêles, anguleux, portant des stries longitudinales brunes et des lenticelles éparses, tomenteux dans leurs parties jeunes.

Feuilles (4)5-6-juguées, portant des poils denses sur les stipules, le pétiole, le rachis, les nervures des folioles sur les 2 faces ; glandes ostiolées, sessiles, orbiculaires, de $\varnothing \leq 1$ mm ; folioles étroitement elliptiques (paires inf. (4)5-8 × (1,5)2-2,5 cm ; paires sup. 8-10(11) × 2,5-3,5(4) cm) ; base arrondie, légèrement asymétrique ; acumen 0,5-1 cm, apiculé ; limbe portant des poils épars ; feuilles juvéniles densément pubescentes, brun roux.

Inflorescences : épis isolés ou groupés par 2-3 à l'aisselle des feuilles adultes ou juvéniles ; pédoncule 1,5-2,5 cm, tomenteux ; rachis 2-3 cm, portant 15-20 fleurs peu serrées ; bractées suborbiculaires à triangulaires (L = ≈ 4 × 2 mm), cucullaires, caduques ; fleurs sessiles ; calice (Lc = 6-9 mm) tubuleux, tomenteux, à 5 lobes réguliers très courts (≈ 1 mm) ; corolle (LC = 1,5-1,8(2,5) cm) tubuleuse, très pubescente, à lobes aigus de 1,5-3 mm ; Lc/LC = ± 1/2 ; tube staminal non exsert.

Gousse courte (5-8 × 1 cm), rousse, tomenteuse ; faces larges de 3 mm entre les faces hypertrophiées, sillonnées, larges de 1-1,5 cm.

Plantule et forme juvénile inconnues.

Habitat : ripicole.

Distribution géographique : Guyanes.

Matériel étudié : Grenand 1212, Trois-Sauts (Oyapock), 13.3.1976 ; Perrottet (fl., fr. immat.), 1820 ; Poiteau s.n. (fl.), 1864 ; Sagot 926, Riv. Mana (fl.), 10.1856 ; Sagot s.n., Maroni (fl.), 7.1857 ; Sastre & Moretti 3814, Beligui (Maroni) (fl., fr.), 17.4.1975 ; S. F. 7778, Riv. Ouaqui (fl.), 7.9.1961 ; Vaillant 30 (fl.), 1938.

CLÉ DES ESPÈCES GUYANAISES DU GENRE *INGA*, D'APRÈS LES CARACTÈRES DES FRUITS

1. Gousse cylindrique, sillonnée longitudinalement, brun clair, tomenteuse (sect. *Sulcatae*)
   2. Présence d'une étroite surface lisse (= faces de la gousse) entre les deux masses sillonnées (= marges hypertrophiées)
      3. Gousse de longueur ≥ 12 cm ; espèce non ripicole..... *I. ingoides*
      3. Gousse de longueur < 12 cm ; espèce ripicole..... *I. meissneriana*
   2. Pas de surface lisse : gousse entièrement cylindrique, côtelée, longue de 20-35 cm..... *I. edulis*

1. Gousse non ainsi : face aussi larges ou plus larges que les marges
   2. Marges dilatées, de largeur ≥ 1 cm, saillantes ; gousse de section carrée ou rectangulaire (sect. *Tetragonae*)
      3. Gousse glabre de couleur verte ; faces ornementées de fines stries transversales

Source : MNHN, Paris

4. Largeur des faces ≤ 2 cm..... *I. nuda*
4. Largeur des faces > 2 cm..... *I. bracteosa*

3. Gousse tomenteuse d'aspect velouté, brun-roux..... *I. rubiginosa*

2. Marges de largeur < 1 cm, ou marges non saillantes

3. Gousse d'aspect charnu, de section circulaire ou presque circulaire

4. Marges de 0,5 à 1 cm de largeur, non saillantes

5. Gousse pubescente..... *I. disticha*

5. Gousse glabre

6. Gousse droite

7. Péricarpe lisse, jaune vif à maturité, cotylédons noirs, à surfaces de contact planes..... *I. umbellifera*

7. Péricarpe ± ridé, vert brunâtre veiné, cotylédons verts à surfaces de contact irrégulières

g. dimensions 8-12 × 1,5-2,5 cm ; espèce ripicole..... *I. nobilis*

8. dimensions 15-20 × 2,5-3,5 cm ; espèce forestière..... *I. cinnamomea*

6. Gousse fortement arquée à enroulée en spirale, péricarpe orangé, lenticellé..... *I. fanchoniana*

4. Marges de largeur ≤ 0,5 cm

5. Faces ornementées réticulées..... *I. bourgoni*

5. Faces lisses ou presque lisses

6. Gousse glabre, jaune ; marges non saillantes

7. Gousse de longueur > 8 cm..... *I. pilosula*

7. Gousse de longueur ≤ 8 cm

g. espèce forestière..... *I. capitata*

g. espèce ripicole..... *I. sertulifera*

6. Gousse finement tomenteuse, brunâtre, marges légèrement saillantes..... *I. thibaudiana*

3. Gousse non charnue, marges de largeur < 0,5 cm

4. Gousse plate, de largeur > 2 cm

5. Marges non saillantes

6. Gousse pubescente (poils hirsutes), péricarpe brunâtre

7. Gousse droite à bords réguliers, pilosité très dense brun roux ; végétation secondaire..... *I. cayennensis*

7. Gousse droite ou légèrement courbe, poils épars ; forêt..... *I. tubaeformis*

6. Gousse glabre, un peu arquée péricarpe vert sombre, épais..... *I. splendens*

5. Marges saillantes, gousse glabre

6. Gousse très courte (≤ 6 cm) et asymétrique..... *I. virgultosa*

6. Gousse de longueur > 8 cm

7. Gousse droite ou très légèrement courbée

g. Marges de ≈ 0,3 cm ; péricarpe fibreux, assez souple, ornementé de rides transversales

9. Faces ± 2 cm, endocarpe filandreux développé entre la pulpe des graines..... *I. ricardorum*

9. Face ± 3 cm, endocarpe non développé..... *I. alata*

8. Marges de ≈ 0,5 cm ; péricarpe robuste rigide

9. Gousse dépourvue de lenticelles ; disposition oblique de l'ornementation du péricarpe et des graines ; cotylédons bleu-vert..... *I. acreana*

9. Gousse portant des lenticelles ; disposition transversale de l'ornementation du péricarpe et des graines ; cotylédons vert franc

10. Gousse de largeur 2,5-3,5 cm, marges peu saillantes, graines non saillantes..... *I. paraensis*

10. Gousse de largeur 3,5-4,5 cm, marges très saillantes, graines saillantes..... *I. acrocephala*

7. Gousse irrégulière ou arquée

g. Gousse droite, marges irrégulières, ornementation des faces très saillante et irrégulière, fin tomentum brunâtre..... *I. huberi*

Source : MNHN, Paris

8. Gousse arquée, glabre, faces ornementées de légères rides
9. Graines non contiguës ; gousse verte..... *I. pezizifera*
9. Graines contiguës ; gousse brun jaunâtre..... *I. melinonis*

4. Gousse non plate (à section circulaire, ou à graines très saillantes, de largeur ≤ 2 cm
5. Gousse à bords ± ondulés, à graines très saillantes, non contiguës
6. faces lisses ou finement ridées, gousse vert sombre brillant
7. Largeur des faces < 1,5 cm..... *I. stipularis*
7. Largeur des faces ≥ 1,5 cm..... *I. leiocalycina*
6. Faces à ornementation réticulée
7. Péricarpe brun verdâtre, très légèrement tomenteux ; ornementation en réseau dense et assez saillante..... *I. alba*
7. Péricarpe glabre ; ornementation très fine, à peine saillante..... *I. heterophylla*
5. Gousse à bords droits, à graines peu ou pas saillantes, contiguës
6. Dimensions 8-12 × 1 cm ; arbre moyen à grand..... *I. marginata*
6. Dimensions 10-18 × 1,5 cm ; arbuste ou petit arbre..... *I. auristellae*

Remarque : *I. lateriflora* et *I. speciosa*, dont les fruits sont mal connus, n'entrent pas dans cette clé.

Clé pour les formes juveniles de 22 espèces guyanaises de *Inga*

Cette clé est incomplète car les formes jeunes de plusieurs espèces sont encore inconnues. Peu d'espèces sont identifiables au stade plantulaire. La plupart le sont à partir du stade 10-15 feuilles.

1. Feuilles pubescentes, y compris finement duveteuses, au moins au stade juvénile

2. Pétiole et rachis nus ou marginés

3. Pétiole et rachis nus, tomenteux roux ; limbe des folioles adulte tomenteux ; très jeunes feuilles à tomentum roux dense..... *I. rubiginosa*

3. Pétiole et rachis marginés ; limbe des folioles adulte glabre ; très jeunes feuilles rouge sombre à léger tomentum blanchâtre..... *I. alba*

2. Pétiole et rachis ailé

3. Pas plus de 2 paires de folioles

4. Limbe adulte vert vif, brillant ; longueur des stipules ≤ 5 mm ; glande plus large que le rachis

5. Base des folioles presque symétrique ; très jeunes feuilles rougeâtres..... *I. pilosula*

5. Base des folioles fortement asymétrique, à bord supérieur concave ; très jeunes feuilles roussâtres à mordorées..... *I. leiocalycina*

4. Limbe adulte vert grisâtre, mat ; longueur des stipules ± 10 mm ; glande moins large que le rachis.... *I. splendens*

3. Plus de 2 paires de folioles

4. Limbe des très jeunes feuilles rouge clair ou rosé, à pilosité blanchâtre

5. Folioles elliptiques ; face supérieure du limbe ± nettement marbrée vert/gris bleuté ; glande réniforme ou « en boutonnière » développée..... *I. edulis*

5. Folioles allongées étroites ; limbe uniforme ; glande ostiolée réduite..... *I. disticha*

4. Limbe des très jeunes feuilles vert ou brun-ocre

5. Pas plus de 4(5) paires de folioles ; longueur des folioles généralement ≥ 8 cm

6. Limbe adulte tomenteux, bourgeons pubescents

7. Bourgeons fortement pubescents (poils apprimés roux) ; glande aplatie aussi large ou plus large que le rachis..... *I. ingoides*

7. Bourgeons à pubescence dense (poils hirsutes blanchâtres) ; glande ostiolée moins large que le rachis..... *I. nuda*

Source : MNHN, Paris

6. Limbe adulte glabre ; bourgeons très faiblement tomenteux..... *I. alata*
5. Jusqu'à 7 paires de folioles, de longueur < 8 cm
6. Pilosité abondante sur les deux faces des folioles, blanche sur les très jeunes feuilles, puis rousse, hirsute ; glandes stipitées, ∅ ≤ 1 mm, parfois manquantes..... *I. cayennensis*
6. Feuilles tomenteuses, nervation saillante face inf. ; glandes en coupe large (∅ > 1 mm), blanchâtres..... *I. thibaudiana*

1. Feuilles glabres
2. Pétiole et rachis non ailés
3. Stipules développées ; jeunes pousses rouge sombre
4. Stipules foliacées plus larges que longues ; folioles de longueur < 10 cm..... *I. stipularis*
4. Stipules rectangulaires plus longues que larges ; folioles de longueur ≥ 10 cm..... *I. cinnamomea*
3. Stipules lancéolées ou linéaires ; jeunes pousses vertes
4. Pas plus de deux paires de folioles ; limbe coriace, sombre vernissé
5. Folioles allongées (3 fois ou plus de 3 fois plus longues que larges ; pétiole aplati..... *I. huberi*
5. Folioles elliptiques (environ 2 fois plus longues que larges) ; pétiole cylindrique..... *I. capitata*
4. Jusqu'à 4-5 paires de folioles
5. Glande distale souvent absente ; folioles fortement asymétriques, limbe coriace, mat..... *I. fanchoniana*
5. Glande proximale ovale, aplatie ; folioles presque symétriques, limbe souple, brillant.... *I. nobilis*
2. Pétiole et rachis ailés ou marginés
3. Aile large à foliacée
4. Longueur des folioles ≤ 8 cm ; glandes réduites
5. Pas plus de 3 paires de folioles de longueur > 2 cm ; jeunes pousses rosées..... *I. auristellae*
5. Jusqu'à 9 paires de folioles de longueur ≤ 2 cm..... *I. virgultosa*
4. Longueur des folioles > 8 cm ; glandes développées
5. Stipules lancéolées de longueur ≥ 1 cm ; glandes aplaties ovales ou réniformes..... *I. alata*
5. Stipules linéaires de longueur < 1 cm ; glande en coupe très large..... *I. pezizifera*
3. Aile réduite, plus ou moins triangulaire
4. Pas plus de 2 paires de folioles
5. Folioles des paires inférieure et supérieure de mêmes dimensions ; limbe coriace, lisse et brillant ; très jeunes feuilles rouge sombre..... *I. sertulifera*
5. Folioles de la paire inférieure plus petites que celles de la paire supérieure ; limbe non coriace ; très jeunes feuilles vertes..... *I. marginata*

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

LA CROISSANCE DU JEUNE PLANT

L'AXE PRIMAIRE ORTHOTROPE ET SA DIFFÉRENCIATION PLAGIOTROPE. MISE EN PLACE DU MODÈLE DE TROLL.

INTRODUCTION

On a vu (p.11) que, pour l'ensemble des espèces de *Inga* observées en Guyane française, l'architecture végétative est conforme au « modèle de TROLL » (HALLÉ & OLDEMAN, 1970). On pourrait penser que le genre entier est homogène pour l'architecture, comme il l'est sans doute pour d'autres caractères morphologiques. En fait, l'analyse reste à faire pour la presque totalité des espèces.

Le modèle de TROLL, par sa nature même, offre de nombreuses possibilités de variations, et l'étude détaillée d'espèces qui s'y conforment reste encore nécessaire pour améliorer sa compréhension. L'étude du développement de quelques espèces au cours des stades juvéniles a permis de décrire la mise en place de cette architecture, en particulier les modalités de l'acquisition de la plagiotropie et, pour les stades les plus avancés, la ramification.

Les descriptions qui suivent portent :

— Sur l'observation, pendant 10 à 30 mois selon les espèces, de 10 à 20 plants par espèce (sauf indication contraire). Ces plants sont issus de semis qui se sont développés en serre conditionnée au Muséum National d'Histoire Naturelle, et ont servi de base aux descriptions des germinations et des plantules (v. p. 17, et chap. II ; et PONCY, 1984). Plusieurs espèces ont été également cultivées au Jardin Botanique du centre ORSTOM de Cayenne (1-3 plants par espèce). Les observations effectuées et aimablement communiquées par G. CREMERS sur ces « témoins » n'ont pas montré de différences sur le plan des séquences de développement. Leurs dimensions, à âge égal, sont parfois plus importantes, mais ce n'est pas général.

— Sur l'observation des formes juvéniles d'*Inga* sur le terrain, principalement en forêt dense bordant la rivière Arataye (voir carte, fig. 32 p. 98).

I. L'AXE PRIMAIRE ORTHOTROPE. MODALITÉS DE L'ACQUISITION DE LA PLAGIOTROPIE.

Parmi les espèces qui réalisent le modèle de TROLL, l'épicotyle est plagiotrope soit d'emblée, dès la germination, soit après avoir élaboré une phase orthotrope plus ou moins marquée (HALLÉ, OLDEMAN & TOMLINSON, 1978). Chez les quelques espèces d'*Inga* présentées ici, la phase orthotrope, importante, dure jusqu'à l'apparition des feuilles de type adulte (v. p. 18) ; cette phase présente deux périodes morphologiquement distinctes :

Source : MNHN, Paris

1 — Orthotropie avec phyllotaxie spiralée ;

2 — Orthotropie avec phyllotaxie distique, la disposition spiralée et la symétrie radiale étant éventuellement secondairement acquises.

A. — Description

1. *I. edulis* et les espèces à croissance continue.

— *I. edulis* :

De toutes les espèces cultivées en serre, c'est celle qui fait preuve de la plus grande vigueur, par ses dimensions et sa vitesse de croissance. Après les deux premières feuilles opposées, l'axe émet 5 à 7 feuilles alternes à 1 paire de folioles. Bien que la croissance postplantulaire soit rapide chez cette espèce (l'exemplaire de la fig. 14 porte 5 feuilles, mesure 20 cm et a moins d'un mois), les feuilles sont émises une par une et chacune se développe complètement avant qu'un nouvel entrenœud et une nouvelle feuille n'apparaissent. Les feuilles ont d'emblée une disposition spiralée (fig. 14 ; pl. VIII-I). La tige est dressée et rectiligne. La surface foliaire augmente progressivement avec l'apparition des feuilles à 2, puis 3 et 4 paires de folioles. Les entrenœuds sont courts (< 5 cm). La fin de la phase orthotrope est marquée par une croissance lente, ou même des arrêts de croissance.

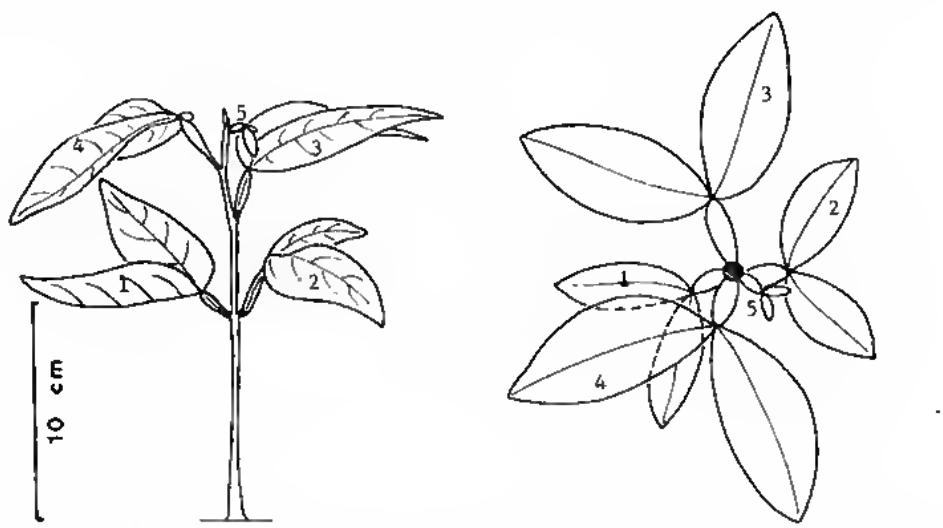


FIG. 14. — **Jeune plant de *I. edulis*** (1 mois ; 20 cm, 5 feuilles) orthotrope à phyllotaxie spiralée — vu de profil et de dessus.

L'apparition de la phyllotaxie distique a lieu à partir de la 10e feuille (l'axe atteint 50 à 60 cm de hauteur), ou plus tardivement. A ce moment les feuilles naissantes sont clairement disposées dans un plan. L'observation est facilitée car la plante a alors un mode de croissance tel que les entrenœuds des 2-4 dernières feuilles formées s'allongent alors que les feuilles juvéniles sont en cours d'expansion. De plus, approximativement au même moment, l'axe commence à croître en « zig-zag » : les entrenœuds successifs sont émis à 90° l'un de l'autre et forment une ligne brisée contenue dans un plan qui semble confondu avec le plan cotylédonaire (cf. fig. 16, pour *I. thibaudiana*). Une fois mis en place, cet aspect de l'extrémité de l'axe est conservé à chaque instant. Il ne s'agit pas, pour cette espèce, de croissance rythmique. En vieillissant, les entrenœuds se redressent, la tige reste légèrement anguleuse. Le début de la phase distique est lié à une augmentation de la vigueur et de la vitesse de croissance des plants.

Le changement de direction de croissance de l'axe suffit alors à conférer à celui-ci un port plagiotrope. Suivant les cas, la courbure se produit :

Source : MNHN, Paris

(1) au moment de l'apparition de la distichie : elle a lieu de façon progressive, entre la 10e et la 15e feuille environ ;

(2) nettement plus tard : dans ce cas, l'axe orthotrope continue sa croissance vigoureuse (feuilles grandes, entrenœuds longs) et peut produire le double de feuilles et tripler sa hauteur ; 4 des 12 jeunes plants cultivés ont ainsi donné un axe orthotrope de 1,50 à 1,80 m. L'arrangement des feuilles est peu rigoureux dans cette portion d'axe orthotrope distique : soit elles se réorientent en disposition spiralée par le jeu du redressement / rotation des entrenœuds, soit elles restent plus ou moins distiques (pl. IX et XI). Lorsque l'inclinaison se produit, c'est d'une façon moins progressive que dans le cas (1) : la courbure peut ne mettre en jeu qu'un seul entrenœud très allongé (jusqu'à 15 cm).

Dans les deux cas, la courbure plagiotrope semble avoir lieu :

(1) Dans une direction bien définie par rapport à l'axe de symétrie de la plantule ; la tige s'infléchit en restant toujours dans le plan intercotylédonaire, c'est-à-dire que le plan qui contient les entrenœuds en « zig-zag », à l'origine perpendiculaire au plan intercotylédonaire, s'infléchit en gardant cette orientation (fig. 15). Ceci a pu s'observer chaque fois que les cicatrices cotylédonaires sont encore nettes, c'est-à-dire pour les 2/3 des plants.

(2) En association avec l'émission d'axes latéraux : voir p. 80.

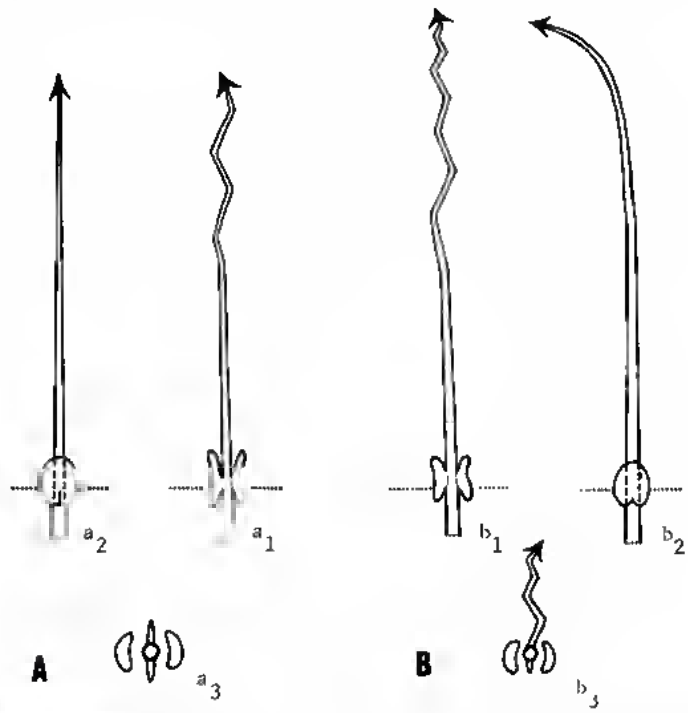


FIG. 15. — **Distichie et courbure plagiotrope** chez *I. edulis* : **A**, la flexion alternative des entrenœuds s'incrit dans le plan cotylédonaire ; **B**, la courbure plagiotrope s'effectue dans le plan intercotylédonaire. Vues de face (a_1, b_1) = plan cotylédonaire, de gauche (a_2, b_2) = plan intercolylédonaire, de dessus (a_3, b_3).

— Autres espèces :

Trois autres espèces ont un développement analogue à celui de *I. edulis* :

(1) Chez *I. ingoides*, la disposition foliaire distique apparaît plus tardivement, au niveau des 15e-20e feuilles. Chez tous les plants, la croissance orthotrope se poursuit au-delà de ce stade : aucun d'eux n'a présenté de courbure plagiotrope pendant le temps de culture, alors que le plus développé atteignait 1,60 m (avec 35 feuilles) et avait déjà émis 4 rameaux latéraux (pl. VIII-3).

(2) Chez *I. thibaudiana* (fig. 16), la phase orthotrope est beaucoup plus réduite en hauteur, mais elle compte également 10 à 15 feuilles. A ce stade, la croissance devient brusquement plus rapide, et ceci de façon beaucoup plus nette que chez *I. edulis* ; la phyllotaxie distique, associée à la flexion alter-

Source : MNHN, Paris

native des entrenœuds (= croissance en « zig-zag » de l'axe), apparaît à la suite de cette augmentation de vigueur (pl. IX, 4).

La courbure plagiotrope est également différée par rapport à l'acquisition de la distichie. Elle apparaît généralement avec la première ramification plagiotrope, aux environs de la 15e feuille, ou plus tard (à ce stade, la hauteur des plants est ≤ 50 cm (pl. X, 1).

(3) Les jeunes plants de *I. cayennensis* (pl. X, 2) se développent de façon tout à fait comparable à ceux de *I. thibaudiana*. Le passage à la distichie a lieu en serre chez des plantules de 20 cm de hauteur environ, et après un an de culture (sur le terrain, la phase orthotrope peut atteindre 50 cm).

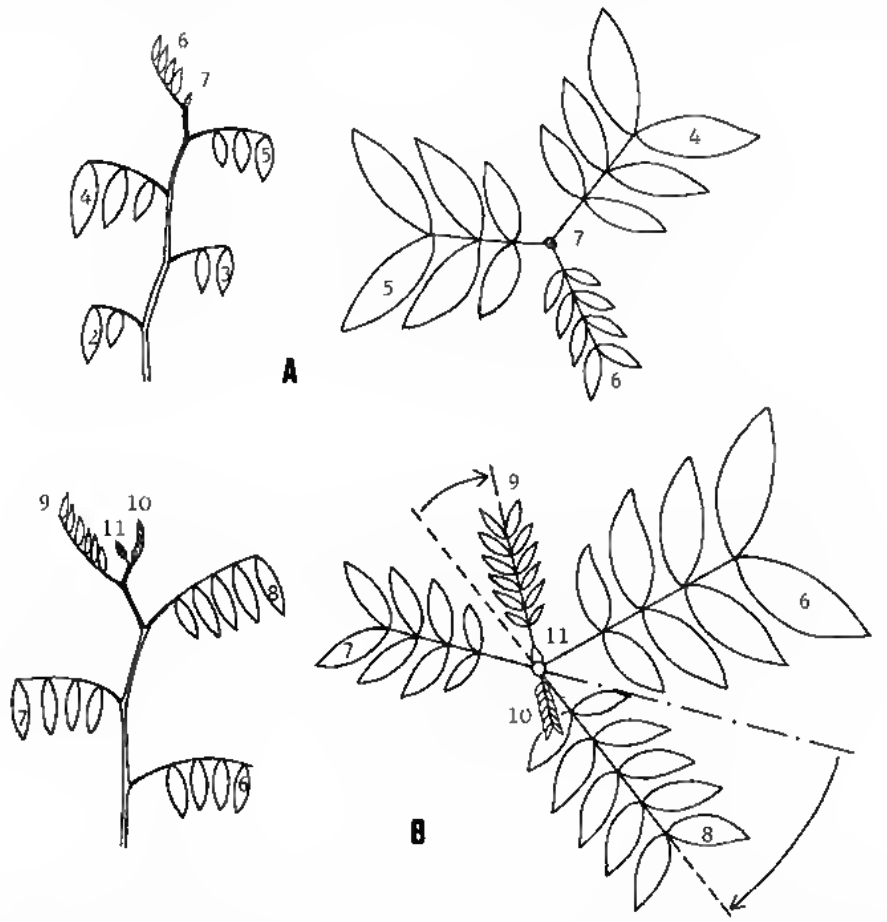


FIG. 16. — *I. thibaudiana* : A, phase orthotrope à phyllotaxie spiralée ; B, acquisition de la phyllotaxie distique et réorientation des feuilles pendant leur phase d'expansion. Vues de face et de dessus. Schémas valables également pour *I. edulis*.

2. *Inga fagifolia* et les espèces à croissance rythmique.

— *I. fagifolia* (fig. 17 ; pl. IX, 3) :

(N. B. : rappelons que *I. fagifolia* Willd., bien qu'ayant une vaste répartition néotropicale, n'a pas encore été récoltée en Guyane française. Sa description ne figure donc pas au chapitre II. — espèce de la sect. *Bourgonia*, à feuilles bijuguées. — Récolte des graines : J. Jérémie, Parc des Roches Gravées, Guadeloupe, 1978 ; herbier de jeunes plants : O. Poncy 332, 348).

La phase orthotrope est beaucoup plus réduite que chez les espèces précédentes. La phyllotaxie distique apparaît généralement dès la 4e-5e feuille, en tout cas avant la 8e, et parfois alors que les feuilles sont encore unijuguées ; elle est également liée à l'aspect en « zig-zag » de la tige.

Source : MNHN, Paris

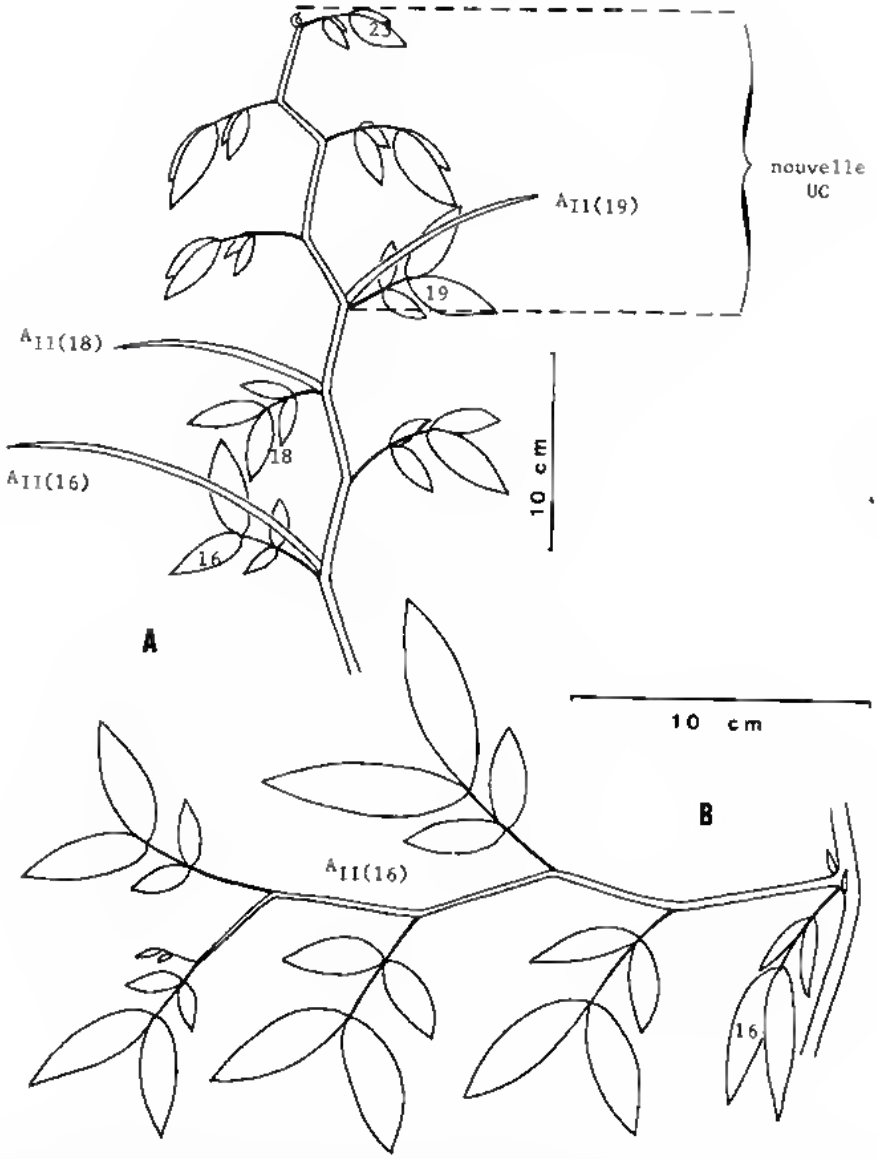


FIG. 17. — **Phyllotaxie disiique** chez *I. fagifolia* : **A**, axe primaire orthotrope : sur la dernière unité de croissance émise (accolade), les feuilles sont encore disposées dans un même plan ; en dessous, elles sont spiralées par réorientation secondaire ; **B**, axe II plagiotrope axillé par la 16e feuille, vu de dessus.

Les premières unités de croissance (de 2 feuilles) apparaissent plus tard, au niveau des feuilles d'ordre 10 à 15 sur l'axe primaire ; les U. C. suivantes produisent progressivement 4, 5 ou même 6 feuilles (pl. IX, 3). Pendant la phase d'expansion des feuilles d'une U. C., la tige en « zig-zag » et la disposition distique sont particulièrement nettes. A ce stade, le jeune plant est encore orthotrope. La conservation de l'orthotropie de l'épicotyle se réalise de la façon suivante : malgré un léger redressement, une angulation marquée subsiste d'un entrenœud à l'autre, et les entrenœuds s'écartent successivement du plan distique de départ, pour former une sorte d'hélice articulée. Les feuilles acquièrent une disposition spiralée souvent régulière autour de l'axe de symétrie de la tige hélicoïdale.

Courbure plagiotrope : elle a lieu très tardivement, en tout cas pas avant la 20e feuille. La plante a alors émis plusieurs unités de croissance et plusieurs rameaux latéraux plagiotropes (voir aussi p. 84 et fig. 23).

Source : MNHN, Paris

— autre espèce : *I. sertulifera* :

La croissance de la phase orthotrope est particulièrement lente : les plants de 2 ans atteignent 25 à 35 cm de hauteur, ont une vingtaine de feuilles spiralées et des entrenœuds courts. Une plantule de la même espèce poussant à Cayenne, âgée de 19 mois, mesure 60 cm et reste orthotrope. La modification de l'activité apicale n'en est que plus spectaculaire, entraînant la mise en place de la croissance rythmique par unités de croissance de 2 à 3 feuilles distiques (pl. IX, 1, 2), un fort allongement des entrenœuds, l'émission d'axes latéraux.

Courbure plagiotrope : l'axe primaire ne prolonge pas la phase orthotrope comme chez *I. fagifolia*, par un redressement secondaire des entrenœuds. Au contraire la structure plagiotrope est conservée par l'axe primaire, mais son orientation reste proche de la verticale.

3. Autres espèces.

Plusieurs autres espèces ont été cultivées en serre. Mais, pour des raisons différentes selon les espèces, seule la phase orthotrope à phyllotaxie spiralée a été observée.

(1) Plants à phase orthotrope très développée : chez *I. alata, I. alba, I. nuda, I. nobilis, I. pezizifera*, les plants hauts de 60 à 150 cm sont encore orthotropes et à phyllotaxie spiralée ; même chez *I. cinnamomea*, dont les axes orthotropes atteignaient 150 à 300 cm de hauteur, après 30 mois de culture (pl. VIII, 4).

(2) Plants cultivés pendant une période trop courte : *I. huberi, I. leiocalycina, I. marginata, I. rubiginosa, I. virgultosa*. Les plants de ces espèces, cultivés pendant moins de 10 mois, ne dépassaient pas 30 cm au moment des dernières observations.

(3) Plants peu vigoureux, à croissance très lente : *I. fanchoniana, I. pilosula* (pl. VIII, 2), *I. splendens*. Chez cette dernière, la phyllotaxie spiralée de l'axe orthotrope est particulièrement nette, les pétioles étant généralement engainants et les entrenœuds courts (pl. V, 6 ; VII, 1). Sur le terrain (piste de St-Elie, oct. 1982), on a pu observer de jeunes plants de *I. fanchoniana* parfaitement orthotropes et à phyllotaxie spiralée, atteignant jusqu'à 1,50 m.

D'une façon générale, l'observation des jeunes tiges sur le terrain confirme que la croissance commence par une phase orthotrope développée. Mais souvent, c'est la phase orthotrope à phyllotaxie distique qui se prolonge plus ou moins, en fonction des conditions écologiques (voir aussi au chap. IV).

B. — Discussion

a. Acquisition de la phyllotaxie distique et de l'inclinaison plagiotrope.

Les observations qui viennent d'être décrites montrent :

(1) Que la plagiotropie n'est pas réalisée d'emblée dès la germination. La présence d'un tronçon basal orthotrope est considérée comme fréquente (HALLÉ *et al.*, 1978 : 242) chez les espèces qui relèvent du modèle de TROLL. D'importance variable, la phase orthotrope représente pour ces auteurs une phase « dédifférenciée » dont le degré « reflects the differenciation sequence imposed on the apical meristem by the sexual process of seed development » (l.c. : 247).

(2) Que les deux conditions nécessaires à la réalisation de la plagiotropie (distichie et courbure de la tige) sont acquises de façon indépendante ; la disposition distique précède l'inclinaison de la tige et n'est donc pas induite par celle-ci. Les deux événements sont particulièrement bien dissociés chez *Inga fagifolia* dont la phase orthotrope à phyllotaxie distique est très développée.

(3) Que la disposition distique correspond non pas à une réorientation des feuilles, mais réellement à la différenciation du méristème apical, après la germination, conduisant à la phyllotaxie distique vraie. Dans le modèle de TROLL, « variation of the degree of differentiation of the plagiotropic phase is considerable and must be considered carefully since this is the critical feature of Troll's model » (l.c. : 248). Ces degrés variés dans la différenciation touchent essentiellement la phyllotaxie, et la diffé-

Source : MNHN, Paris

renciation est la plus importante lorsque la distichie vraie est réalisée dans le méristème, alors que, quand la phyllotaxie est spiralée (et les feuilles secondairement réorientées), la structure d'origine de la tige est celle d'un axe orthotrope.

L'importance de la modification est probablement fonction de la complexité de la phyllotaxie initiale du tronçon orthotrope, lorsqu'il existe. Dans le cas présent (mais des coupes dans l'apex en phase distique seront nécessaires pour le préciser), il est possible que les primordiums réalisent une phyllotaxie spiralée ; cependant, à l'extrémité d'un axe très jeune, les plus jeunes feuilles visibles présentent déjà une disposition distique, ce qui signifierait que, très précocement, avant même leur émission, les feuilles naissantes sont affectées par une réorientation. Ceci est douteux (car une réorientation de ce type suppose que les feuilles soient déjà fonctionnelles) et peut paraître spéculatif, mais permettrait peut-être d'expliquer la spectaculaire flexion alternative des entrenœuds de la très jeune tige, qui serait une conséquence mécanique de la disposition distique d'ordre secondaire des ébauches foliaires. Les espèces qui, comme ces quelques *Inga*, présentent, au cours du passage ortho/plagiotrope de l'axe primaire, une différenciation du méristème vers la distichie vraie, devraient permettre de préciser les modalités de cette transition au niveau du méristème apical, et les intermédiaires que la nature admet.

(4) Intérêt pour la phylogénie : s'il s'avère, ce qui reste à prouver, que la phyllotaxie distique est générale dans le genre *Inga*, il est de nombreuses espèces, dans les genres voisins, qui présentent une phyllotaxie spiralée. Lorsque les axes sont plagiotropes (ce qui n'est pas général), la disposition est distique par réorientation secondaire : ainsi chez certains *Albizia* (HALLÉ *et al.*, 1978 : 248, et obs. pers.), *Serianthes, Enterolobium, Pithecellobium* (obs. pers.). Les quelques *Calliandra* observés sont au contraire distiques d'emblée, comme les *Inga*. Si on accorde un intérêt phylogénique à la phyllotaxie distique, la comparaison à ce point de vue des différents genres des *Ingeae* (associée à celle de leurs modèles architecturaux) pourrait avoir un intérêt dans la compréhension de l'évolution du groupe.

b. Déterminisme de la différenciation plagiotrope.

La phyllotaxie distique et l'orientation plagiotrope apparaissant de façon indépendante, il faut envisager le déterminisme de la différenciation à ces deux niveaux. On a tenté de mettre en relation cette différenciation avec les étapes de la croissance du jeune plant, et avec le milieu extérieur.

1. Ainsi, la différenciation qui conduit à la phyllotaxie distique pourrait être liée :

— Au changement du rythme de l'activité apicale : on a vu que, après le développement du jeune plant orthotrope à feuilles spiralées, la croissance ralentit ou marque un arrêt. L'augmentation, parfois brutale, de la vitesse de croissance précède l'apparition de la phyllotaxie distique de façon très nette chez *I. thibaudiana, I. cayennensis* ; chez *I. edulis, I. ingoides, I. sertulifera*, les deux événements sont plus ou moins concomittants. Pour toutes ces espèces en tout cas, la phyllotaxie distique apparaît lorsque les feuilles sont bien différenciées (nombre de folioles de l'adulte). Mais, chez *I. fagifolia*, la phyllotaxie distique apparaît très tôt, alors que les feuilles sont encore unijuguées ; c'est après que la croissance devient plus vigoureuse, et que les premières unités de croissance sont émises.

— A l'utilisation des réserves cotylédonaires, la chute des cotylédons marquant l'acquisition de la vigueur autonome de la plante. La recherche d'une telle relation peut se faire :

(a) Chez des espèces différentes, en comparant la hauteur de l'axe orthotrope avec les dimensions des cotylédons. Ceci ne donnerait pas dans le cas des *Inga* de résultats « parlants », la plupart des espèces ayant des cotylédons de taille comparable. Il est vrai cependant que *I. edulis* et *I. cinnamomea*, qui ont de très grosses graines, ont une phase orthotrope très développée.

(b) Chez une même espèce, en comparant des plantules issues d'embryons ayant subi ou non l'ablation des cotylédons au moment du semis. Les essais d'ablation des cotylédons effectués chez deux espèces n'ont pas été concluants : chez une seule (*I. feuillei*), un nombre suffisant de plantules s'est développé correctement ; mais, à la fin de la période de culture, aucune n'a terminé la phase orthotrope à phyllotaxie spiralée. Après 7 mois, les plants à cotylédons mutilés atteignent en moyenne 26 cm de hauteur, contre 47 pour les plants témoins, mais le nombre de feuilles émises est le même (9-10) dans les deux cas : il est possible que la diminution des réserves séminales affecte seulement la longueur

Source : MNHN, Paris

des entrenœuds mais pas la séquence morphogénétique conduisant à la plagiotropie. Rappelons que, d'aprés HALLÉ *et al.* (1978 : 16), les germinations de *Parinari* présentent une phase orthotrope réduite lorsque les cotylédons sont supprimés. En outre, chez toutes les espéces de *Inga* étudiées, les cotylédons se détachent de la plantule assez tôt, et en tout cas le plus souvent longtemps avant la mise en place de la plagiotropie. Bien qu'une expérimentation précise soit nécessaire pour pouvoir l'affirmer, il est probable qu'il n'y a pas, dans le cas des *Inga*, de relation stricte entre la quantité des réserves séminales et la différenciation plagiotrope.

2. D'autre part, le déterminisme de la courbure plagiotrope pourrait être lié aux facteurs externes (sol, éclairement). Cette étude n'a pas été entreprise méthodiquement, mais on peut faire les remarques suivantes :

— Relations avec la nodulation des racines : la nodulation est le signe d'un milieu pauvre, mais aussi de la meilleure utilisation de ce milieu par la plante. S'il y a peu de nodules, la plante a toutes les chances d'être peu vigoureuse, puisque les conditions de « sol » sont toujours peu favorables en pots de petite taille. Chez *I. edulis*, la nodulation est trés variable d'une plantule á l'autre, et il ne semble pas y avoir de relation entre la présence (et l'abondance) des nodules et, d'une part la vigueur, d'autre part la précocité de la coubure plagiotrope. Chez *I. cinnamomea*, la nodulation est également variable, et se produit avant l'apparition de tout signe de différenciation de l'épicotyle. De même chez *I. fagifolia* : des plantules d'aspect et de vigueur comparables, en phase orthotrope distique, ont ou non des nodules.

— Effet de l'enrichissement du sol : un des 3 plants de *I. pilosula* ayant effectué la courbure plagiotrope a été placé dans un pot de volume double et a reçu de l'engrais liquide : dans les deux semaines qui ont suivi ce traitement, l'axe primaire a repris l'orientation orthotrope, et émis deux axes latéraux plagiotropes (pl. X, 3-4). Chez les deux autres plants, l'axe primaire est resté plagiotrope. Cette brusque amélioration de la nutrition racinaire est sans doute la cause d'un tel comportement : il semble donc que des conditions de sol défavorables puissent provoquer une courbure plagiotrope précoce. Une expérimentation précise est nécessaire, mais cette observation concorde avec celles de BANCILHON (1974, cité par HALLÉ *et al.*, 1978 : 249) sur les plantules de *Sida carpinifolia*.

— Orientation de la courbure plagiotrope : on a vu (p. 73) que le plan de courbure de l'axe primaire des plants de *I. edulis* est le plan intercotylédonaire. Cette observation, facilitée chez cette espéce grâce à l'aspect très apparent des grandes cicatrices foliaires, a été faite également sur quelques plants de *I. thibaudiana* et de *I. pilosula*. Les espéces à croissance lente ou á phase orthotrope très importante ne permettent pas de l'effectuer. En tout cas, chez *I. edulis*, le sens de l'éclairement le plus fort est indépendant de celui de l'axe plagiotrope : ceci serait un argument en faveur du déterminisme endogène de l'orientation plagiotrope.

D'autres causes pourront être recherchées au déterminisme de la différenciation plagiotrope, et en particulier l'intensité de l'éclairement. Bien que des données précises manquent encore, il est tentant de faire l'hypothèse que le déterminisme du passage phyllotaxie spiralée-phyllotaxie distique est essentiellement morphogénétique, et que c'est au niveau de l'inclinaison plagiotrope que l'influence des facteurs externes est sensible. L'acquisition préalable de la distichie, et la possibilité de réarrangement secondaire de sa symétrie donne à la plante toute facilité pour s'élever (conservation de l'orthotropie) ou s'incliner et s'étaler en position plagiotrope. On entrevoit alors quelle peut être l'influence du milieu sur le devenir d'une telle plante, notamment celle de l'énergie lumineuse disponible, et quel avantage il en résulte. Ces notions seront reprises plus loin, lors de l'étude des formes juvéniles sur le terrain.

Source : MNHN, Paris

II. Ramification de l'axe primaire : étude des plantes en serre.

A. Le jeune plant : axes latéraux précoces et ramification plagiotrope séquentielle.

1. Description

— *Axes précoces* : ils ont été observés chez toutes les espèces cultivées en serre. Il s'agit des ramifications de l'axe primaire de la très jeune plantule, qui peuvent être :

(a) des axes cotylédonaires : ils sont fréquents chez *I. edulis, I. fagifolia, I. sertulifera*. Leur développement est soit sylleptique [1], et ils gardent alors une vigueur égale à celle de l'épicotyle pendant quelques entrenœuds, soit proleptique [1], en présence ou non d'un traumatisme de l'axe primaire ;

(b) des rameaux axillés par les premières feuilles (I-2 à 5-6), fréquents, sylleptiques ou proleptiques. Ces axes, naissant sur la portion orthotrope, indifférenciée, de l'axe primaire, sont également orthotropes, à phyllotaxie spiralée. Le plus souvent, ils s'allongent peu, végètent et disparaissent au profit de l'axe 1. Rarement, si la vigueur est suffisante, la plantule reste « double » grâce à la croissance simultanée de l'épicotyle et d'un de ces axes (ex. *I. edulis*, pl. VIII-1).

— *Axes plagiotropes distiques* : ils apparaissent sur la portion différenciée de l'axe primaire, c'est-à-dire après l'acquisition de la phyllotaxie distique ; ils sont sylleptiques ou proleptiques. D'emblée, leur phyllotaxie est distique et leur orientation plagiotrope. Chez certaines espèces, leur apparition est étroitement liée à l'inclinaison plagiotrope de l'axe primaire : c'est le cas de *I. edulis, I. cayennensis, I. splendens, I. thibaudiana...* ; chez d'autres (*I. fagifolia, I. ingoides, I. nobilis, I. sertulifera*), la croissance orthotrope de l'axe primaire peut se prolonger après l'émission des premiers axes latéraux plagiotropes. D'autre part, chez les espèces à croissance rythmique, l'apparition des premiers axes latéraux plagiotropes est associée à celle des premières unités de croissance (*I. fagifolia, I. nobilis, I. pilosula, I. sertulifera...*).

2. Discussion : différenciation plagiotrope des méristèmes axillaires

L'observation des premières ramifications montre que la nature des axes latéraux semble liée au degré de différenciation de l'axe primaire qui les produit. Le résultat d'une « expérience » pratiquée sur 15 plants de *I. fagifolia* apporte des arguments à cette hypothèse (fig. 18) : la destruction traumatique (par une brutale augmentation accidentelle de la température de la serre) a touché les méristèmes primaires de ces plants au niveau des feuilles 9 à 15, c'est-à-dire à un stade où la phyllotaxie distique et la croissance rythmique s'établissent. Les rameaux axillaires émis immédiatement après ont été le plus souvent plagiotropes, mais chez quelques plants leur croissance orthotrope leur a permis de se substituer à l'axe primaire détruit. Il apparaît que, chez les plants ayant émis un axe secondaire orthotrope, la croissance rythmique n'était pas encore installée sur l'axe primaire au moment de la destruction de son méristème. Ces axes orthotropes ont une phyllotaxie distique et, comme l'épicotyle, ils présentent une réorientation secondaire des feuilles. Au contraire, les axes qui, bien qu'affranchis de la dominance de l'axe primaire, restent plagiotropes, proviennent de la partie déjà différenciée de l'axe primaire. Ainsi :

— la phase initiale orthotrope à phyllotaxie spiralée émet, avec ou sans traumatisme de l'axe primaire, et de façon facultative, un ou plusieurs axes orthotropes à phyllotaxie spiralée, cotylédonaires

1. Selon la terminologie adoptée par Hallé *et al.* (1978 : 242). *Syllepsie* = développement continu d'un axe latéral à partir de l'axe terminal sans période de repos du méristème latéral (*i.e.*, axes terminal et latéral se développent *ensemble*) ; *prolepsie* : développement discontinu du méristème latéral, qui marque une période de repos (*i.e.*, l'axe terminal se développe *avant* l'axe latéral).

Source : MNHN, Paris

ou axillaires des premières feuilles ; ces axes représentent le potentiel de réitération traumatique du jeune plant ;

— après l'acquisition de la différenciation plagiotrope de l'axe primaire, les axes II qu'il produit ont d'emblée une structure plagiotrope ; ces axes correspondent à la séquence de développement du modèle de TROLL.

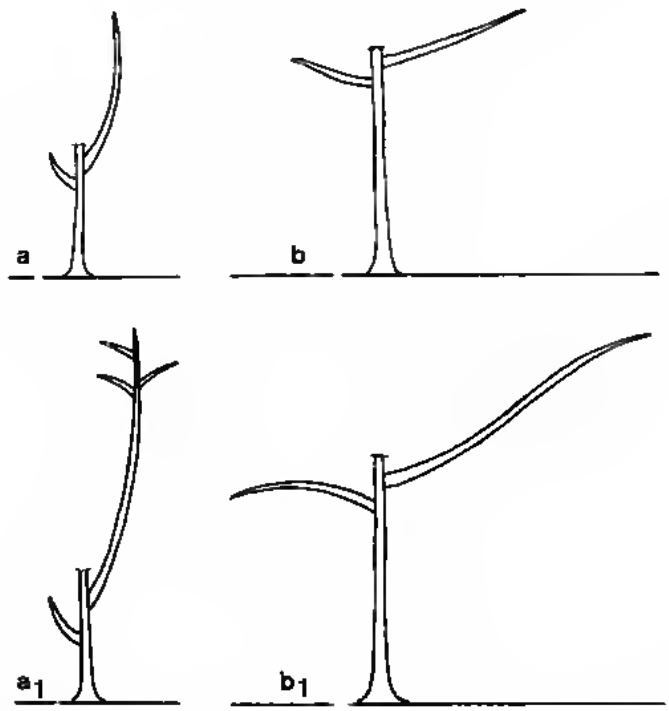


FIG. 18. — *Inga fagifolia*, ramification après traumatisme de l'axe I survenu : a, a_1, pendant la phase orthotrope spiralée ; b, b_1, après la mise en place de la phyllotaxie distique.

B. Description comparée de la séquence de développement chez deux espèces.

Les deux espèces décrites illustrent l'une la croissance continue (*I. edulis*), l'autre la croissance rythmique (*I. fagifolia*).

1. ***I. edulis*** (fig. 19 ; pl. XII)

a. *Ramifications de l'axe primaire* : on a vu que les axes orthotropes précoces sont fréquents ; quant aux axes plagiotropes distiques, les représentations schématiques des étapes de la croissance de quelques-unes des plantules étudiées en serre montrent le synchronisme entre l'apparition des premiers d'entre eux et le changement de direction de croissance de l'axe primaire, qui devient plagiotrope.

b. Etablissement du relais pour le tronc : après émission des premiers axes II, l'axe primaire continue sa croissance plagiotrope, mais les derniers entrenœuds formés se redressent, ce qui donne à la plante, pendant quelques temps, l'aspect de la fig. 19-e ; cette situation peut se prolonger, comme dans le cas de la fig. 20, où le tronc, au dernier stade observé, reste monopodial. Mais, généralement, la vigueur de l'axe I est, plus tôt, concurrencée par un ou plusieurs des axes II qu'il a émis, et cela selon deux modalités différentes :

(1) Redressement et renforcement de la vigueur de l'un des axes II plagiotropes décrits ci-dessus (fig. 19-f, g). Un ou plusieurs de ces axes sont en effet des concurrents potentiels pour le relais de tronc. Cette « concurrence » se manifeste par le redressement simultané de l'axe I et d'un des axes

Source : MNHN, Paris

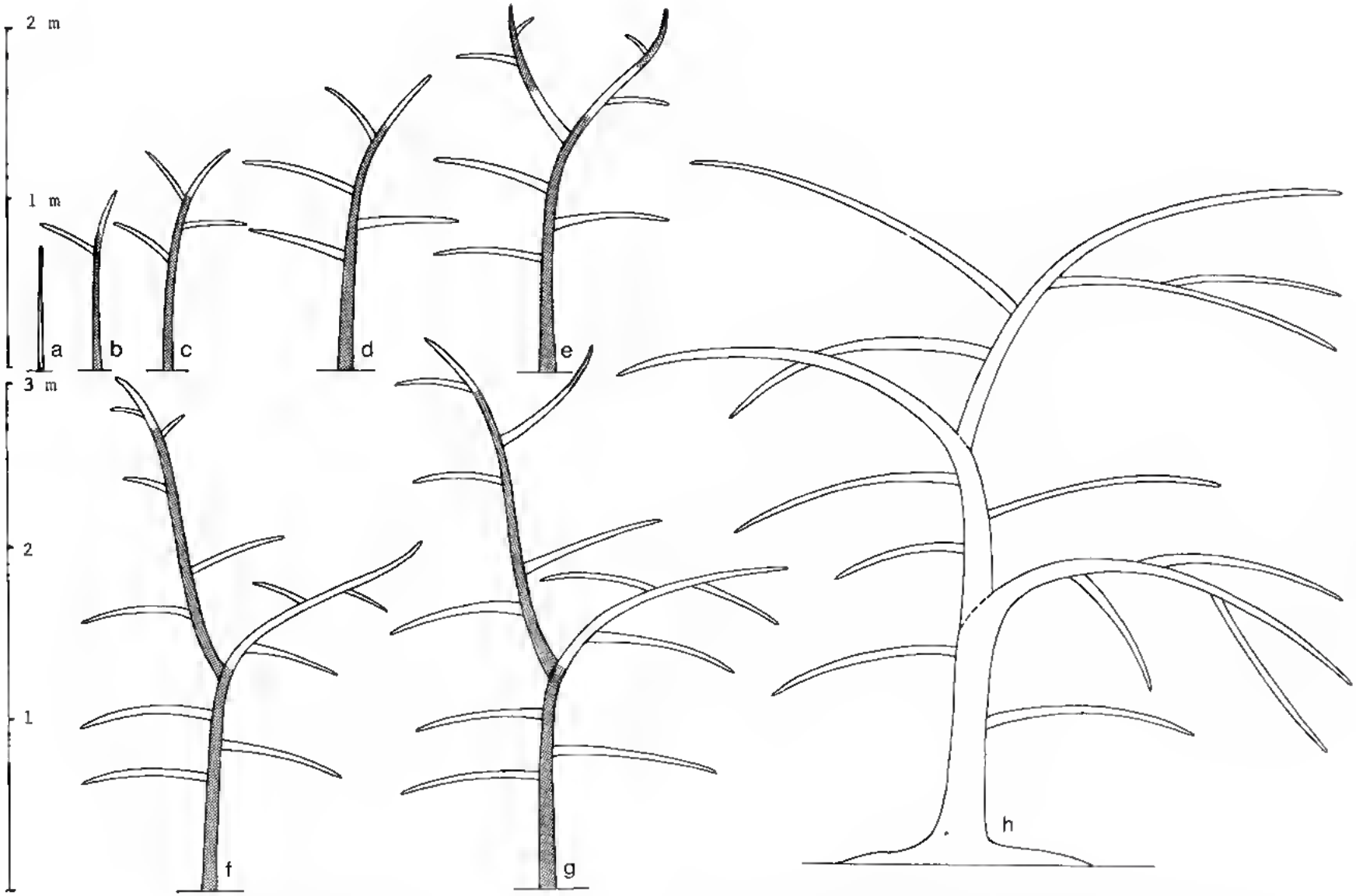


FIG 19. — Etapes successives de la mise en place du modèle de TROLL chez un jeune plant de *Inga edulis* développé en serre : **a**, phase initiale orthotrope ; **b-d**, inclinaison plagiotrope et ramifications plagiotropes ; **e**, redressement de deux axes et compétition pour le relais de tronc ; **f**, dominance de l'axe II et retour à la plagiotropie de l'axe I ; **g**, amorce d'une nouvelle compétition pour le relais de tronc suivant ; **h**, figure hypothétique de la construction du modèle, si la croissance se poursuit de cette façon. (Les portions d'axes grisées ont une disposition foliaire spiralée par réorientation secondaire, la phyllotaxie étant distique à l'origine, excepté pendant la phase de croissance initiale).

Source : MNHN, Paris

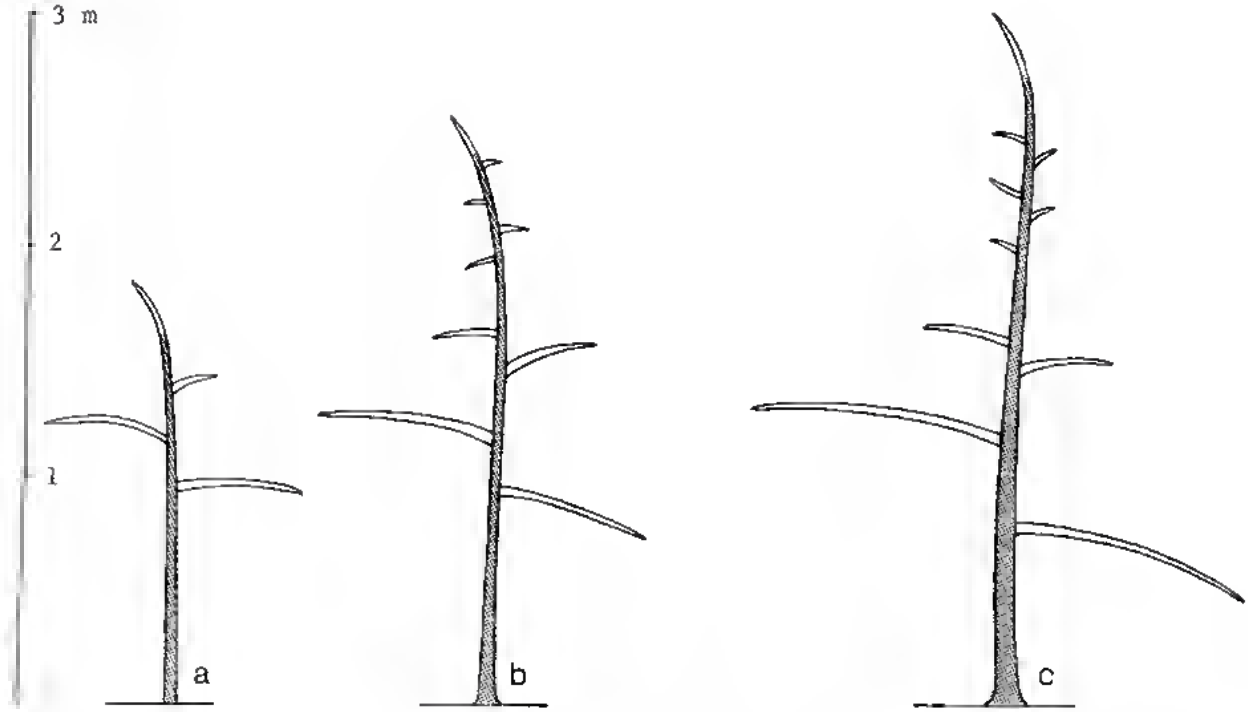


FIG. 20. — Prolongation de la dominance de l'épicotyle et tronc monopodial chez un jeune plant de *I. edulis* développé en serre (portions d'axes grisées : voir fig. 19).

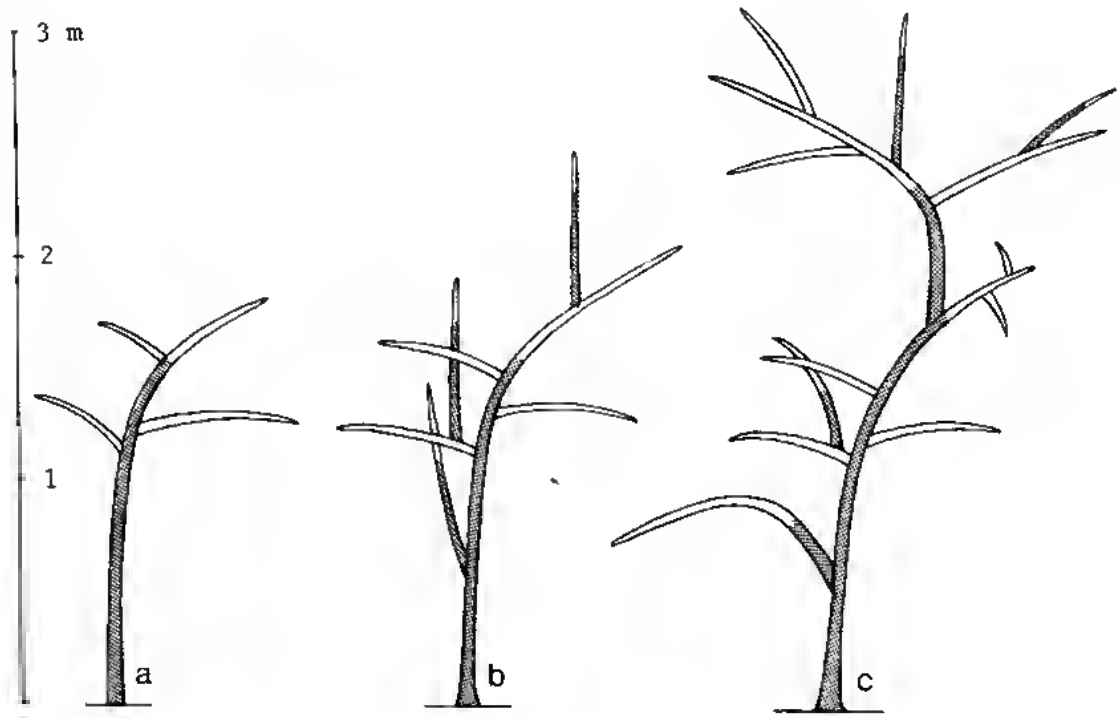


FIG. 21. — *I. edulis*, jeune plant développé en serre : émission simultanée d'axes proleptiques orthotropes et mise en place, par l'un d'eux, du relais de tronc, les autres devenant plagiotropes (portions d'axe grisées : voir fig. 19).

Source : MNHN, Paris

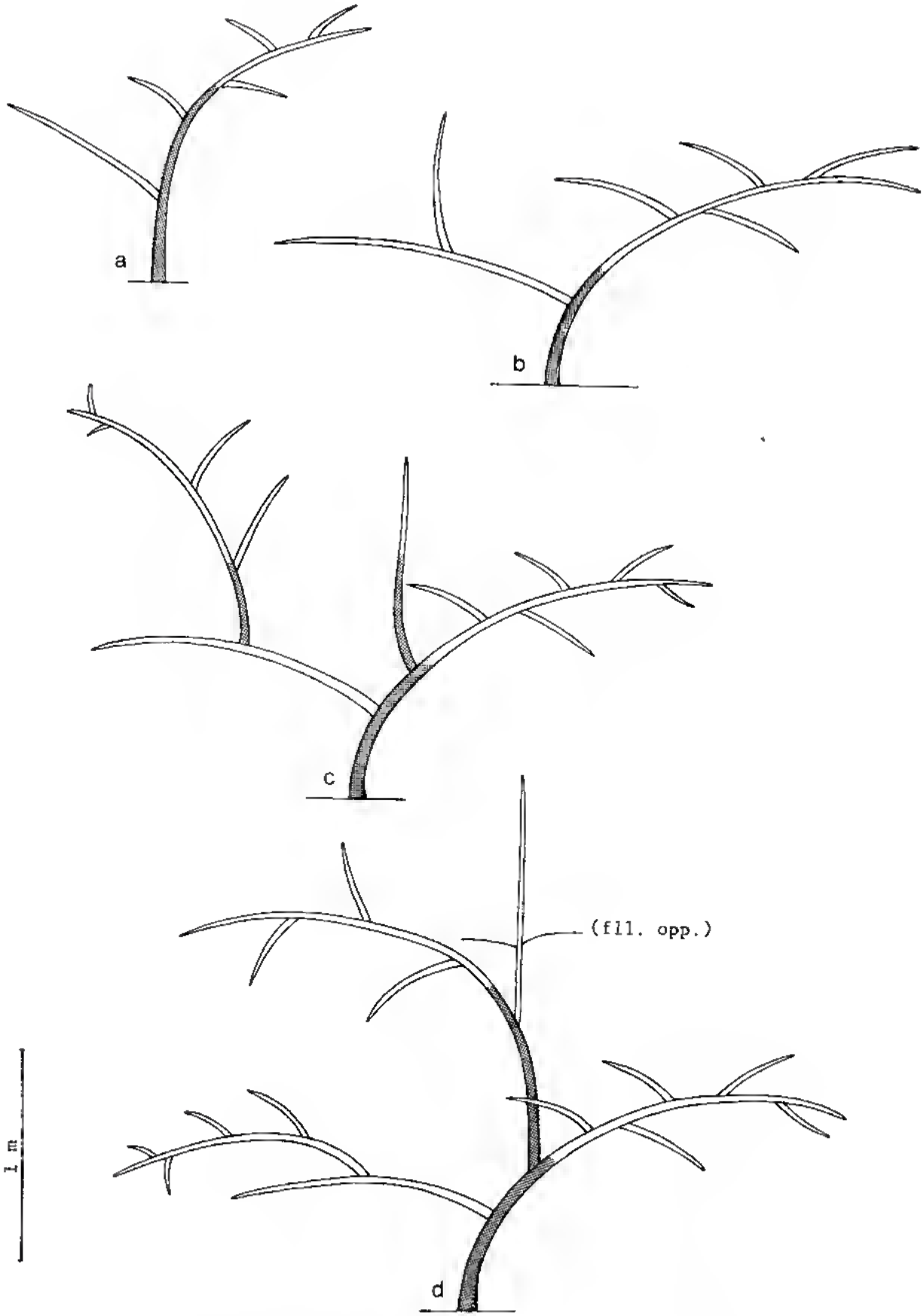


FIG. 22. — *I. edulis*, jeune plant développé en serre : émission successive d'axes proleptiques orthotropes et dominance par le dernier formé, le précédent devenant plagiotrope (portions d'axe grisées : voir fig. 19).

Source : MNHN, Paris

secondaires plagiotropes (pas nécessairement le plus proche de l'apex de l'épicotyle) et par une augmentation brusque de leur vigueur : ces deux axes présentent alors une phase de croissance orthotrope, à vigueur égale, d'importance variable d'un individu à l'autre. Dès que l'axe II prend le dessus, l'axe I diminue de vigueur et reprend progressivement le port plagiotrope.

(2) Emission d'axes proleptiques orthotropes (fig. 21, 22). Chez *I. edulis*, le développement retardé d'axes émis par l'axe primaire, souvent assez bas sur celui-ci, ou par des axes II, marque la forte aptitude à rejeter chez cette espèce, aptitude déjà remarquée sur le terrain. Il s'agit d'axes d'emblée orthotropes, à entrenœuds longs, vigoureux, dont l'émission est favorisée par la destruction de l'axe primaire, ou par son affaiblissement même léger ou temporaire. La phyllotaxie est toujours distique, avec la flexion alternative des entrenœuds décrite plus haut (p. 73) ; et les feuilles des tronçons orthotropes se réorientent plus ou moins, secondairement, selon les même modalités que celles décrites pour l'axe primaire.

Comme dans le cas précédent, la compétition pour le relais de tronc peut avoir lieu et se manifester par un regain de vigueur de l'axe primaire ; mais, le plus souvent, celui-ci reste plagiotrope (en raison même, sans doute, de sa faiblesse) et la compétition a lieu entre deux ou plusieurs de ces axes ; l'aspect de la plante varie selon le lieu d'émission de ces axes orthotropes (axe primaire ou axes secondaires, dans leur région proximale ou distale) et leur nombre (fig. 21, 22).

Par la suite, l'axe qui domine construit un élément équivalent à celui qu'a élaboré l'épicotyle : croissance orthotrope avec réorientation des feuilles (voir ci-dessus), inclinaison plagiotrope, émission d'axes latéraux plagiotropes.

En termes d'architecture végétative, la signification de ces deux modalités est sans doute différente, la première correspondant à la mise en place du modèle de TROLL, la seconde à sa réitération.

2. *I. fagifolia* (fig. 23)

a. Ramifications de l'axe primaire

— Les *axes cotylédonaires sylleptiques* sont fréquents, mais rares sont, par contre, les rameaux axillés par la base de l'épicotyle.

— *Axes latéraux plagiotropes* : les premiers rameaux latéraux sont émis à des niveaux variés sur l'axe I, mais toujours après l'acquisition de la croissance rythmique (v. p. 75). Les axes secondaires à phyllotaxie distique, et d'emblée plagiotropes, sont portés par un axe primaire à croissance orthotrope, à phyllotaxie distique, mais dont les feuilles sont secondairement réorientées. Contrairement au cas de *I. edulis*, ils sont émis très nettement de façon rythmique, par séries de 2 à 4, séparées par des portions d'axe sans ramification. Ils sont rarement sylleptiques : le plus souvent, leur développement a lieu sur l'avant-dernière unité de croissance.

b. Etablissement du relais pour le tronc :

Celui-ci n'a pas encore été effectué, au dernier stade observé pour cette espèce. Contrairement à *I. edulis*, l'inclinaison plagiotrope de l'axe primaire est tardive : chez l'exemplaire le mieux développé (fig. 23-f, g) elle se produit avec l'émission de la 4e série d'axes latéraux. Ensuite, plusieurs unités de croissance sont émises par les axes tous plagiotropes, éloignant les méristèmes du tronc et constituant une phase d'exploitation latérale, sans croissance en hauteur.

Il n'y a donc probablement pas chez cette espèce de compétition entre les axes pour le relais du tronc, en raison du degré de différenciation plagiotrope élevé et à caractère irréversible des axes, y compris l'épicotyle une fois que sa direction de croissance horizontale est installée. Le relais de tronc sera plutôt un axe proleptique émis par l'axe I au niveau de la courbure. Sa mise en place ne serait pas le résultat d'une compétition entre 2 ou plusieurs axes, mais d'un transfert de la vigueur du méristème de l'épicotyle devenu plagiotrope à celui de l'axe relais.

Signalons en outre l'observation effectuée sur les plants ayant produit des axes plagiotropes distiques, après destruction traumatique de l'axe primaire, dans l' « expérience » citée plus haut (p. 79) : aucun d'eux n'a développé d'axe relais, que ce soit à partir de ces axes plagiotropes ou à partir d'axes proleptiques émis à la base de l'axe épicotylé (voir *I. edulis*). Il est probable que ceci se produirait dans

Source : MNHN, Paris

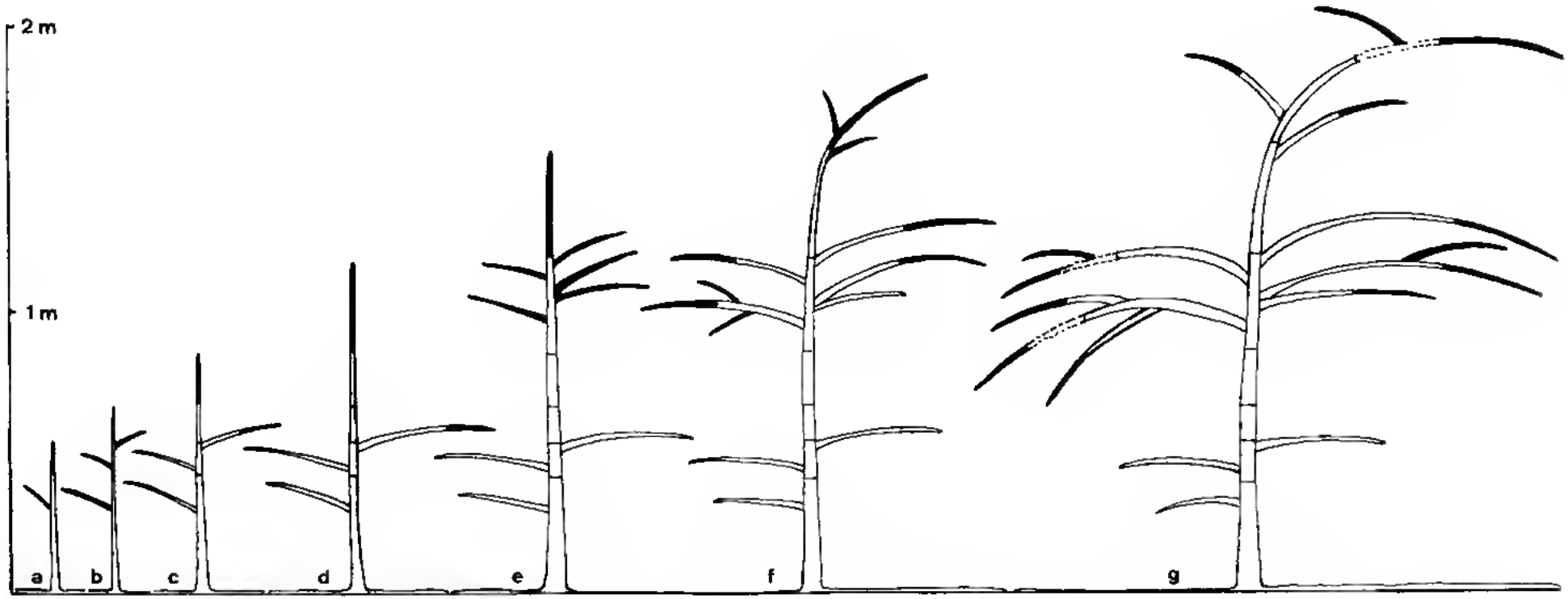


FIG. 23. — Forme juvénile de *I. fagifolia*, en serre. Chaque schéma représente la mise en place des U. C. successives (parties noires), sauf g, qui regroupe 2 U. C. (tronçons pointillés + tronçons noirs). Les unités de croissance sont marquées sur le tronc. Avant le stade représenté en a, la croissance rythmique n'est pas encore établie.

Source : MNHN, Paris

des conditions plus favorables que celles de la culture en serre. Mais c'est sans doute aussi le signe du degré de différenciation plus poussé des axes plagiotropes, et d'une aptitude plus faible à la réitération traumatique que chez *I. edulis*.

3. Discussion

a — Degré de différenciation et réversibilité.

— *Phyllotaxie distique* : l'allongement des axes selon les modalités décrites plus haut (p. 72 et suiv.) avec disposition distique et entrenœuds formant une ligné brisée, est constante et irréversible chez tous les exemples étudiés dans les différentes espéces, même si le « zig-zag » n'est pas toujours accentué.

— *Orientation plagiotrope ou orthotrope des axes.* Celle-ci présente des variations :

(1) Chez *I. fagifolia*, *I. thibaudiana*, les rameaux axillaires sont, d'emblée, plagiotropes et distiques, et le restent ; aucun axe n'a montré au cours de sa croissance de tendance à l'orthotropie, pas plus que l'axe primaire, une fois devenu plagiotrope. D'autre part, le fait que, même affranchis de l'influence du méristéme apical, de tels rameaux ne puissent retrouver l'orthotropie, est le signe d'une différenciation poussée.

(2) Chez *I. edulis*, la différenciation plagiotrope est réversible, au moins pour certains axes, en particulier l'épicotyle ; en effet celui-ci, ainsi que certains des axes secondaires qu'il a émis, peut présenter, aprés une phase de croissance plagiotrope, un retour à l'orthotropie accompagné d'une vigueur accrue (croissance rapide, entrenœuds trés longs) qui correspond souvent à la phase de concurrence entre deux axes pour le relais du tronc. Le développement éventuel d'axes proleptiques d'emblée orthotropes sur un axe plagiotrope est également le signe de la réversibilité de la plagiotropie chez cette espèce.

b — Mise en place du relais du tronc.

— *Apparition des premiers rameaux latéraux.* Le fait que pour plusieurs espèces, la mise en place des premiéres ramifications soit liée à l'acquisition de la croissance plagiotrope de l'axe primaire et que ces caractères paraissent (cf. *I. pilosula*, p. 78) fortement influencés par une variation de l'énergie disponible, semble indiquer que l'expression phénotypique de la ramification est fortement dépendante de la vigueur globale de la plante. Ainsi, la courbure plagiotrope de l'axe primaire et l'apparition des premiers rameaux latéraux seraient liées de deux façons différentes, selon la vigueur :

(1) L'axe primaire distique orthotrope, vigoureux, émet des axes secondaires sylleptiques qui contribuent, en retour, à l'affaiblissement de l'axe primaire et á l'apparition de la croissance plagiotrope qui en résulte (fig. 19).

(2) Au contraire l'axe I, *peu vigoureux*, s'incline, et la modification physiologique consécutive permet le développement de méristèmes axillaires jusque-là inhibés (fig. 21, 22).

Le résultat est le même dans les deux cas. Mais, si le niveau de vigueur est plus élevé encore, l'émission d'axes secondaires ne provoque pas nécessairement la courbure plagiotrope de l'axe I, qui peut ainsi être beaucoup plus tardive (fig. 20, 23).

— *Etablissement du relais pour le tronc.* De la même façon, celui-ci semble être, au moins chez *I. edulis*, le résultat :

(1) de la vigueur globale de la plante, qui permet ou non la croissance vigoureuse d'un axe latéral et sa mise en concurrence avec l'axe primaire, et qui détermine donc la longueur de celui-ci ;

(2) de la répartition entre les axes de cette vigueur, qui détermine la domínance définitive par l'un ou l'autre axe.

Ainsi, on peut tenter d'expliquer les variations quí viennent d'être décrites en termes de gradient de vigueur, selon la fig. 24.

c — Croissance rythmique.

On a vu qu'elle existe chez une partie seulement des espéces étudiées : *I. fagifolia*, *I. sertulifera*, *I. cinnamomea*, *I. pilosula*,... et qu'elle n'est pas présente dès la germination mais apparaît progressivement pendant la phase de croissance initiale orthotrope.

Source : MNHN, Paris

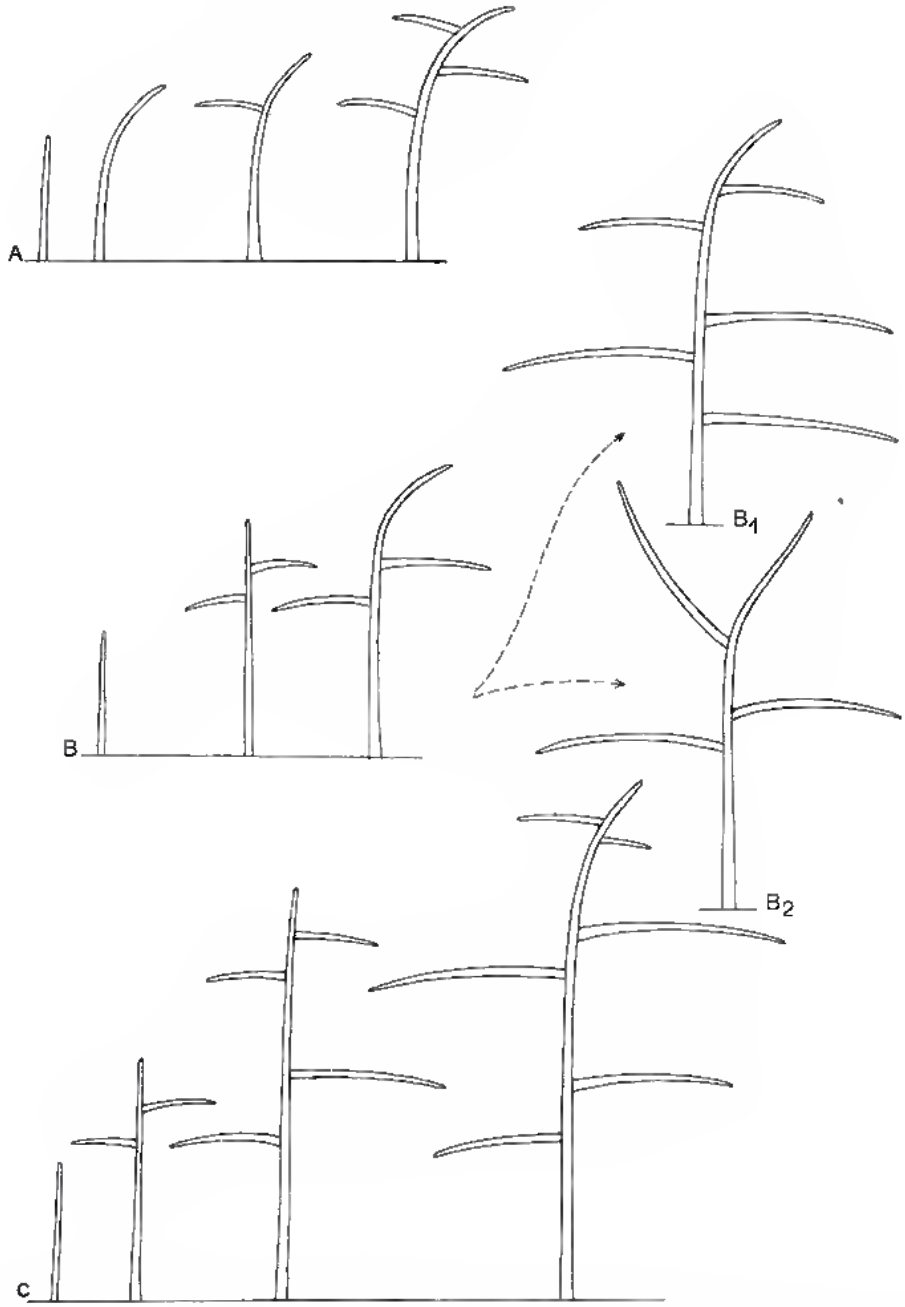


FIG. 24. — Relation entre la croissance plagiotrope de l'axe primaire et sa ramification en fonction de la vigueur globale. A, niveau de vigueur bas : inclinaison précoce de l'axe primaire, suivie de ramification ; B, niveau de vigueur moyen : premières ramifications plagiotropes émises avant l'inclinaison plagiotrope de l'axe I. L'un de ces rameaux latéraux est capable (B_2) ou non (B_1) de prendre le relais du tronc ; C, niveau de vigueur élevé : inclinaison plagiotrope tardive, l'émission des premiers rameaux latéraux n'affectant pas son développement orthotrope.

Il est probable que plusieurs espèces se développent selon des modalités intermédiaires, avec des « unités de croissance » de longueur variable et des phases de repos plus ou moins prolongées selon les conditions écologiques : il s'agirait d'un rythme exogène. Mais chez *I. fagifolia, I. sertulifera, I. pilosula* par exemple, c'est réellement d'un rythme endogène qu'il s'agit ; les U. C. comptent, après la phase d'installation des premiers stades, un nombre à peu près constant de feuilles : (2) 3 pour *I. sertulifera* et *I. pilosula* ; 5-6 pour *I. fagifolia*. Cependant, chez aucune des espèces étudiées, en serre ou sur

Source : MNHN, Paris

le terrain, on n'a pu observer de marqueurs morphologiques externes de la croissance rythmique : il n'y a en effet ni écailles, ni variation de la longueur des entrenœuds ou des dimensions foliaires... ; et, par conséquent, on ne peut prévoir les modalités de la croissance d'un arbre donné au vu des seules parties âgées des axes, à moins que, dans certains cas, il n'existe des marqueurs anatomiques (cernes) des U. C. Toutefois, les espèces à croissance rythmique sont souvent caractérisées par la couleur rouge des jeunes feuilles, ce qui rend spectaculaires les jeunes unités de croissance pendant leur phase d'expansion.

Le synchronisme des phases de croissance et de repos des différents axes est très net chez *I. fagifolia*. La mise en place des rameaux secondaires est également rythmique. Les axes II d'une même « série », *i.e.* émis simultanément, sont axillés par des feuilles produites par une même unité de croissance de l'axe primaire. Le long de celui-ci, les U. C. ayant produit des axes latéraux plagiotropes alternent avec celles qui n'en portent pas : le rythme qui gouverne la ramification est donc différent du rythme de croissance.

III. La ramification : quelques exemples d'*Inga* juvéniles, sur le terrain.

1. Présentation de quelques exemples

Les figures 25 à 31 schématisent l'architecture de quelques individus juvéniles (jusqu'à 2-3 m de hauteur) appartenant à différentes espèces d'*Inga* poussant dans des conditions écologiques différentes, principalement en sous-bois et en chablis de la forêt primaire bordant la riv. Arataye (v. aussi p. 100).

— En sous-bois de forêt dense.

(a) *I. auristellae* (fig. 25) : il s'agit d'une espèce de petite taille, qui effectue son développement complet en sous-bois. Les individus juvéniles, très abondants, adoptent très tôt le port plagiotrope avec

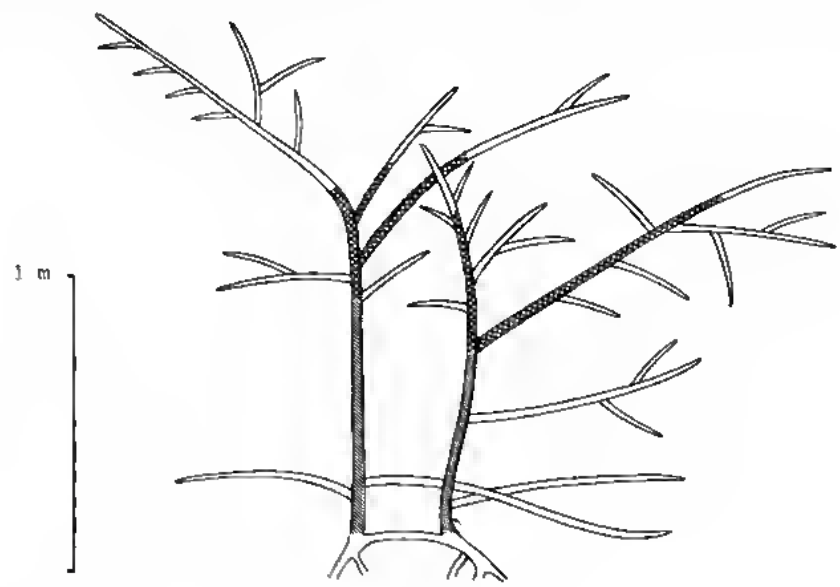


Fig. 25. — *I. auristellae*. Espèce de taille modeste du sous-bois, dont les formes juvéniles présentent très tôt un port plagiotrope (forêt primaire de l'Arataye, 1978).

Source : MNHN, Paris

des branches plus ou moins retombantes. La phase orthotrope n'en est pas moins présente, comme le montre la figure ; en outre le marcottage naturel, suivi de l'émission d'un nouveau tronc, semble être à l'origine des individus « doubles » observés à plusieurs reprises. Ce processus explique aussi peut-être, chez l'arbre adulte, le système racinaire complexe observé à la base du tronc (v. III, 1.).

(b) Autres espèces : les jeunes pieds d'*Inga* d'espèces variées sont abondants en sous-bois. Mais les formes largement ramifiées sont rares. Le plus souvent, il s'agit (fig. 26, 27) d'arbustes :

— monopodes (ou sympodes après destruction traumatique de l'axe primaire) : l'axe primaire garde une structure orthotrope, à phyllotaxie spiralée, ou à tendance distique mal établie ;

— monocaules ou très peu ramifiés, les rameaux secondaires étant plus ou moins plagiotropes. Chez les exemplaires ramifiés, l'extrémité de l'axe primaire est le plus souvent inclinée. Un cas extrême de ces formes est celui d'un *I. splendens* atteignant 7 m de haut, orthotrope et monopode avec quelques axes latéraux très courts (sous-bois près de la riv. Arataye : herbier O. P. 214, 1978).

Illustrant un *I. marginata* de 2 m de haut, la fig. 28 présente le seul exemple disponible, pour une espèce arborescente (excluant *I. auristellae*), d'un arbuste de cette taille ayant formé en sous-bois, un étage de branches avec un relais pour le tronc.

— En milieu ouvert : les fig. 29 et 30 donnent des exemples de l'architecture réalisée par de jeunes *Inga* poussant dans des chablis en forêt primaire, ou en végétation secondaire rudérale.

Malgré des aspects très différents, les arbustes figurés, hauts de 2 à 3 m et âgés d'environ 1 an, ont en commun :

— des rameaux nombreux, souvent dès la base, qui se développent avec une vigueur équivalente de part et d'autre du tronc, donnant à l'arbuste un aspect en entonnoir, les faces supérieures des feuilles tournées vers le centre (fig. 30) ;

— des rameaux tous de structure plagiotrope, à phyllotaxie distique, même si leur orientation est oblique, voire bien dressée.

2. Discussion

Dans de nombreux cas, non figurés ici, il est difficile de reconnaître une structure conforme aux premiers stades de la mise en place du modèle de TROLL. Cependant, nos quelques exemples peuvent être interprétés ainsi :

— Fig. 29 A : il s'agit d'un des rejets d'un grand *I. edulis*, 1 an après son abattage ; le premier relais du tronc (r) et l'un des axes latéraux qu'il a émis (r'), nettement orthotropes dans leur partie distale, pourraient représenter une phase de compétition pour le relais de tronc suivant, conformément au fonctionnement décrit pour la même espèce cultivée en serre (p. 80).

— Fig. 29 B, C (*I. thibaudiana*) : la courbure plagiotrope tardive de l'axe primaire, portant des rameaux plagiotropes développés, rappelle la structure décrite pour *I. fagifolia* étudié en serre, si ce n'est que, chez *I. thibaudiana*, il ne semble pas y avoir de rythme de croissance.

— Fig. 30 : on peut sans doute interpréter les axe successifs $\mathbf{m^1}$ à $\mathbf{m^4}$ comme les relais séquentiels, et l'axe **r**, de fait presque vertical, comme la 1^{e} réitération non traumatique.

Parmi les différents exemples relevés sur le terrain, les variations sont importantes, notamment entre les formes du sous-bois et celles du chablis. Les premières sont le plus souvent peu ou pas ramifiées, monopodes, à phase orthotrope importante ; les autres émettent de nombreux axes plagiotropes tous vigoureux. Très peu d'exemples peuvent être comparés à la structure organisée figurée pour *I. edulis* (fig. 19, p. 81). On tentera de les interpréter, comme les plants étudiés en serre, selon un gradient de vigueur croissante :

— Les *formes du sous-bois*, du moins la plupart d'entre elles (cf. fig. 26-28) correspondent à la construction du modèle et, pour les exemplaires les plus grands, à la prolongation de sa phase initiale : croissance en hauteur, axe primaire orthotrope, peu de rameaux latéraux n'entrant pas en concurrence avec l'axe primaire pour le relais du tronc. Des portions d'axes souvent importantes présentent une dis-

Source : MNHN, Paris

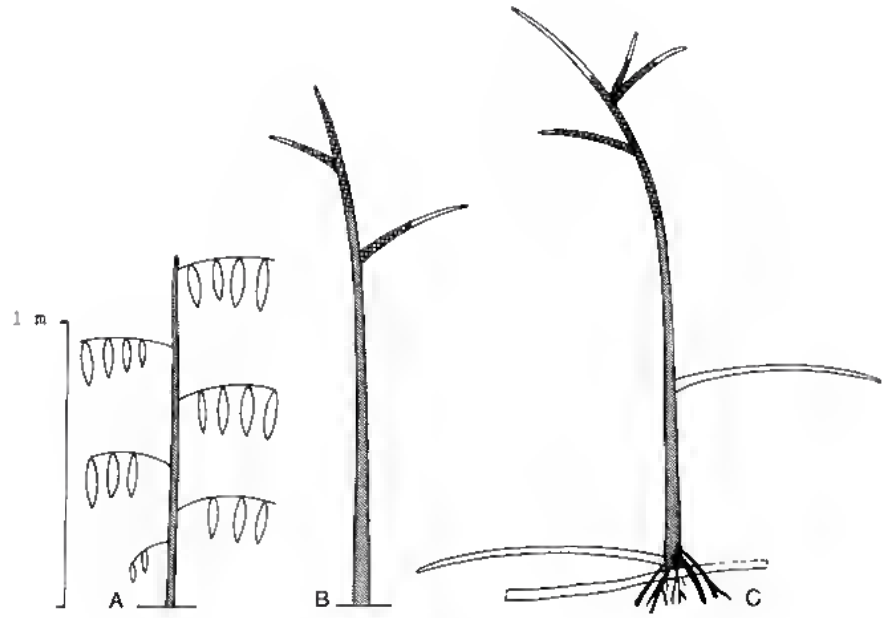


FIG. 26.

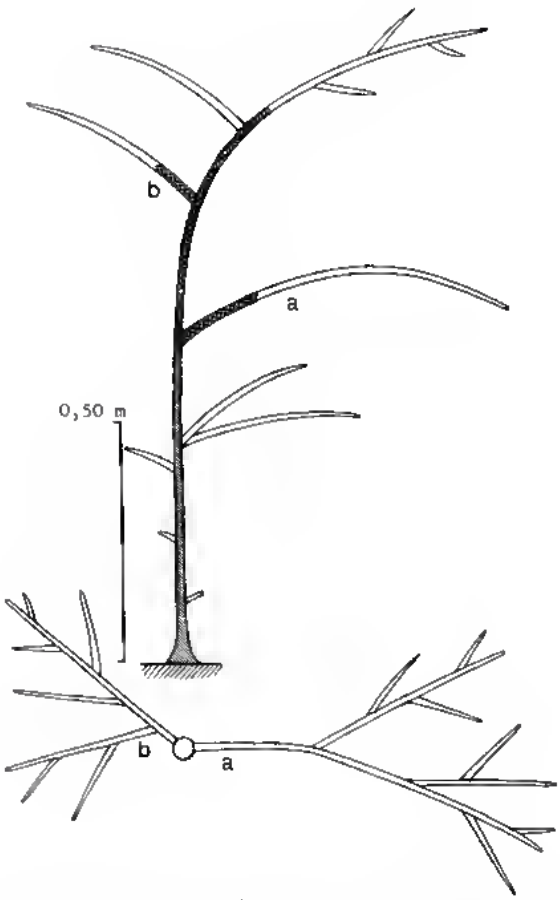


FIG. 27.

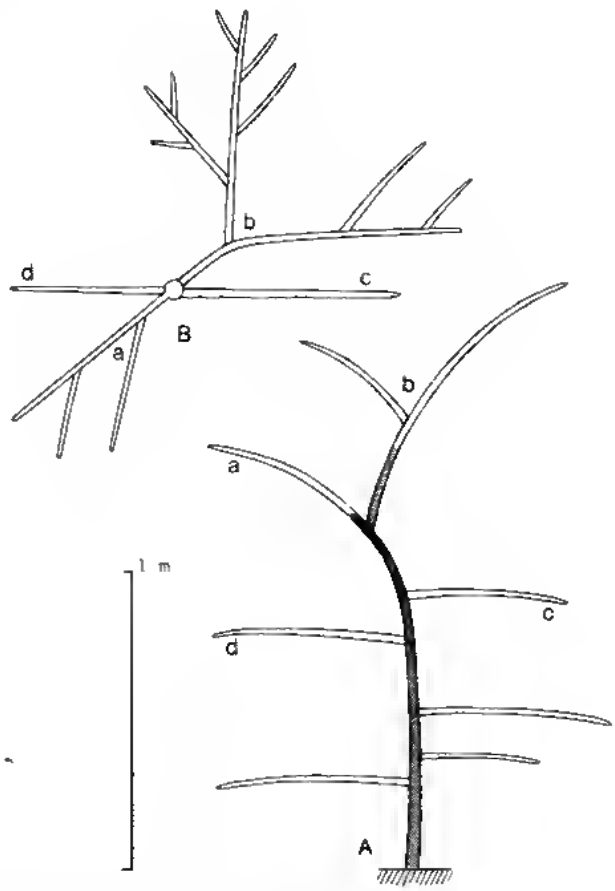


FIG. 28.

FIG. 26 à 28. — Formes juvéniles du sous-bois (forêt primaire de l'Arataye, 1978) ; conventions graphiques, voir fig. 25.

FIG. 26. — **a, b,** ***Inga sp. pl.***, formes peu ou pas ramifiées très abondantes en sous-bois, hauteur 0,50 à 2-3 m ; **c,** ***I. stipularis***, formes jeunes abondantes ; rejet d'un tronc couché et nombreuses racines adventives.

FIG. 27. — ***Inga bourgoni*** : les branches latérales sont des axes II ; le tronc reste monopodial et la phyllotaxie spiralée.

FIG. 28. — ***Inga marginata*** : le tronc est formé par 2 axes mixtes successifs.

Source : MNHN, Paris

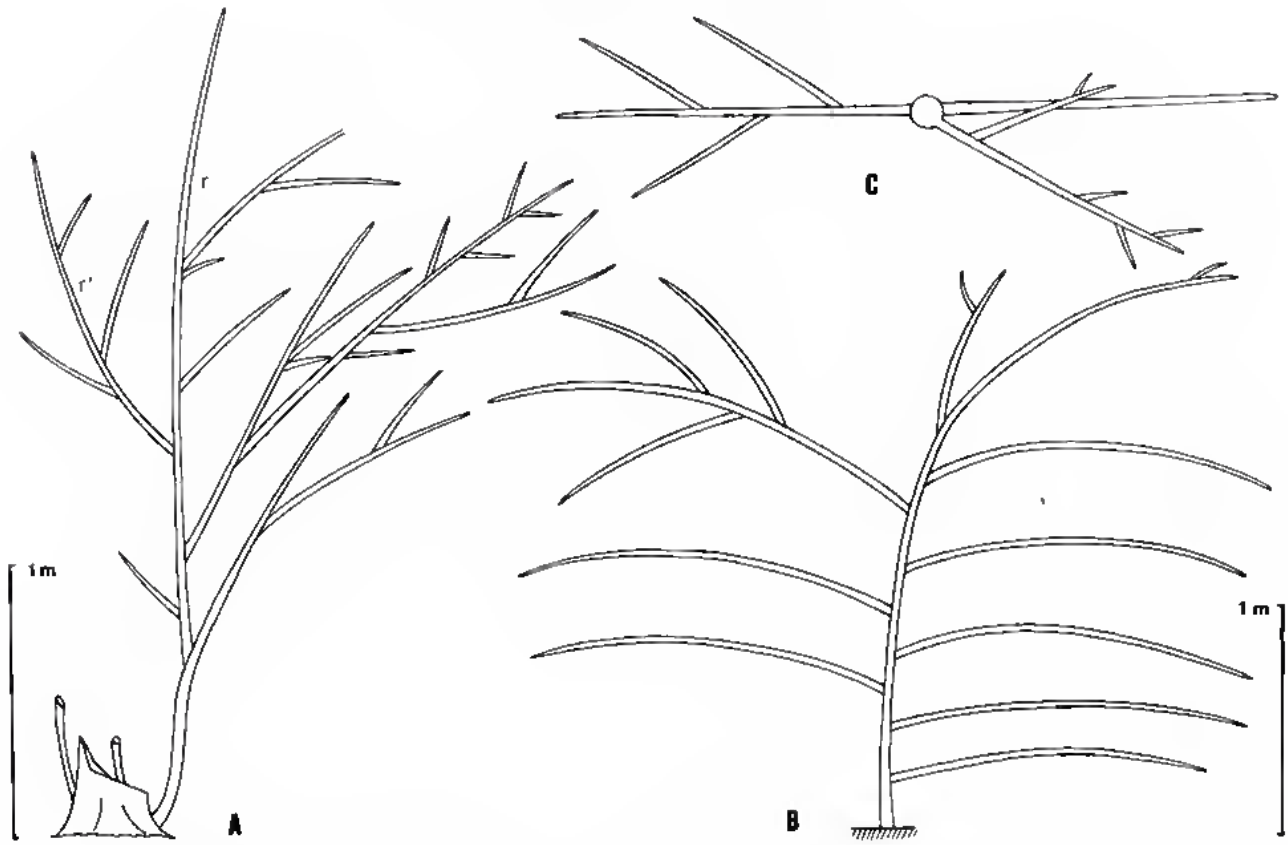


FIG. 29. — Formes juvéniles de milieu ouvert. *A, I. edulis* : rejet de 1 an d'un arbre abattu ; forêt primaire de l'Arataye, 1978 ; vues de profil (**B**) et de dessus (**C**).

position foliaire irrégulière, de type intermédiaire entre les dispositions spiralée et distique ; c'est le résultat de la réorientation secondaire des feuilles sur l'axe encore orthotrope, mais à phyllotaxie distique, décrite chez les plants cultivés en serre. En sous-bois, l'énergie lumineuse incidente est faible, la croissance plagiotrope et la ramification sont retardées.

— Au contraire, chez les *formes de chablis*, la croissance apparemment anarchique de nombreux axes distiques rend souvent le modèle initial difficilement reconnaissable, et les différents axes, concurrents, ont valeur de réitérations ; la phyllotaxie distique est bien établie sur tous les axes. L'excès de vigueur consécutif à l'exposition ensoleillée du chablis conduit à ce type de développement. Par la suite, il est probable que les branches surnuméraires s'élaguent et que la croissance se limite à la construction d'un tronc et de branches, donc conformément au modèle. L'étude ultérieure d'exemplaires plus âgés est nécessaire pour préciser si les *Inga* maintiennent ou non leur croissance pionnière vigoureuse et comment se réalise à ce moment l'architecture végétative.

— Entre ces extrêmes, certaines formes relevées soit en sous-bois, soit en milieu ouvert, semblent illustrer la construction équilibrée du modèle : ainsi par exemple l'*I. marginata* de la fig. 28, constitué de deux axes mixtes ayant formé chacun une partie du tronc et un étage de branches. Ces formes pourraient correspondre à un niveau d'énergie moyenne (trou de lumière en forêt, chablis très étroit,...) pour lequel la plante se développe conformément á son modèle.

On verra, au chapitre suivant, que ce sont les mêmes espèces qui commencent leur développement en sous-bois, et sont favorisées par l'ouverture d'un chablis. En effet, la jeune plantule est présente dans le sous-bois, orthotrope, peu ramifiée, mais la brusque augmentation de l'énergie lumineuse provoque l'activation simultanée des méristèmes déjà présents : leur croissance plagiotrope vigoureuse conduit à une extension rapide de la plante, en volume sinon en hauteur. Cette possibilité de répondre activement à une brusque variation du niveau d'énergie est liée, dans le cas des *Inga*, à la souplesse

Source : MNHN, Paris

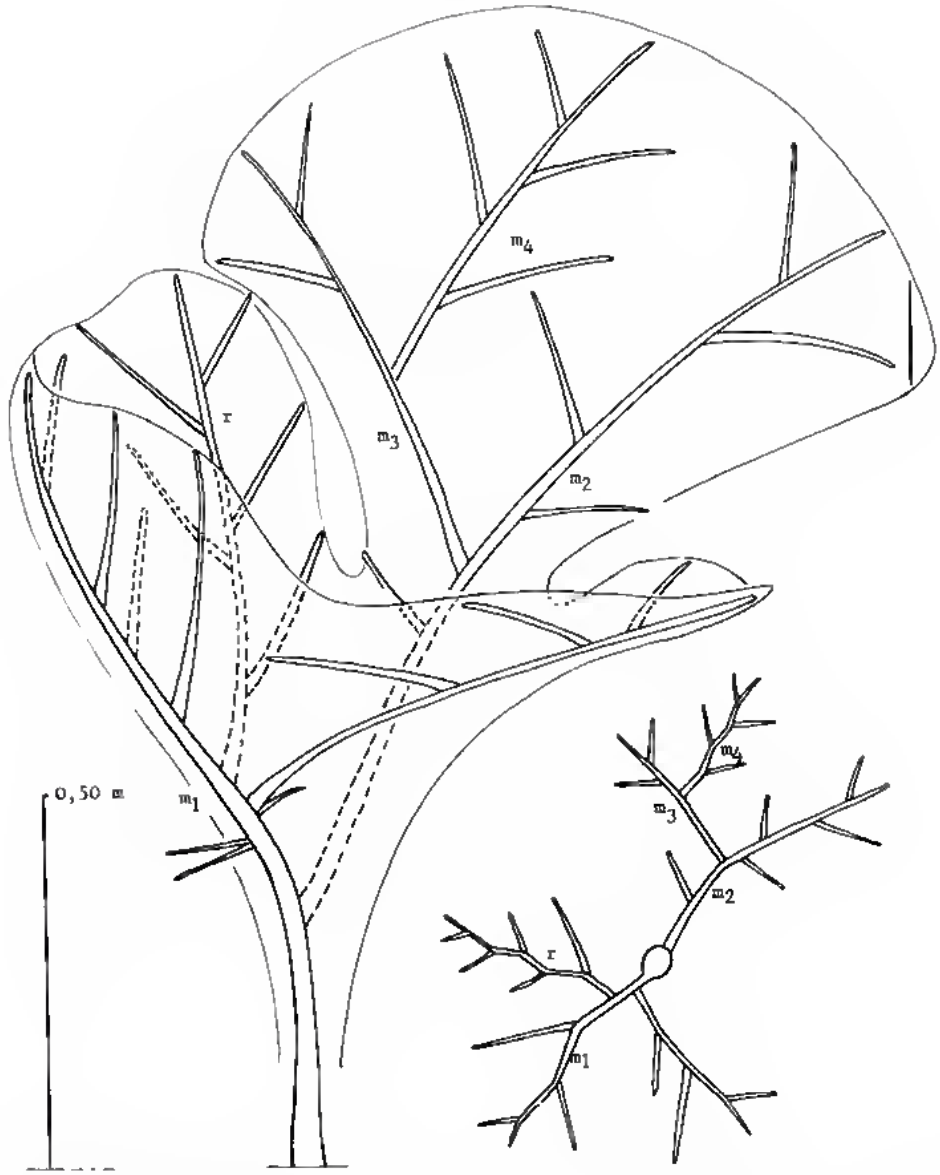


FIG. 30. — Formes juvéniles de milieu ouvert : *Inga alba* ; forme en entonnoir caractéristique de nombreux exemplaires juvéniles chez plusieurs espèces pionnières ; forêt primaire de l'Arataye, 1978, chablis de 1 an. **m1** à **m4**, séquences d'axes mixtes ; **r**, réitération non traumatique précoce.

dans la réalisation du modèle architectural, qui est même, en cas d'excès de vigueur, masqué par une réitération précoce et abondante. C'est une des raisons pour lesquelles de telles espèces s'adaptent, en forêt, tant au sous-bois qu'au chablis, ce qui constitue un atout au point de vue de leur adaptation au comportement pionnier, alors que par ailleurs, elles ne possèdent pas les caractères biologiques importants des espèces pionnières (v. p. 110 et suiv.).

Le niveau énergétique moyen, qui correspond, au moins pour certaines espèces, à des sites pas trop sombres en forêt, leur permet de se développer conformément au modèle : ceci correspond au comportement des nomades sciaphiles (v. p. 112).

Il est probable que la souplesse architecturale des *Inga* forestiers, au moins de certaines espèces, est une des raisons pour lesquelles ils sont capables de se développer dans des conditions écologiques variées en forêt.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS.

L'étude des axes de quelques espèces d'*Inga* pendant les premiers stades de leur croissance, permet de décrire les étapes de la mise en place du modèle de TROLL dans ce genre.

1. — La phase orthotrope initiale.

Elle existe chez toutes les espèces étudiées, caractérisée par :

— la phyllotaxie spiralée,

— une croissance continue et souvent très lente,

— une hauteur variable suivant les espèces, mais formant en moyenne une dizaine de feuilles chez chacune d'elle,

— l'émission (falcutative) d'axes secondaires orthotropes et spiralés.

Il s'agit de la phase « dédifférenciée », au sens de HALLÉ *et al.* (1978), considérée comme fréquente par ces auteurs chez les espèces conformes au modèle de TROLL.

2. — La différenciation conduisant à la structure plagiotrope de l'axe primaire, qui se manifeste par :

— l'acquisition de la phyllotaxie distique, associée au moins à une modification du mode de fonctionnement du méristème apical chez certaines espèces, et chez les autres à la mise en place de la croissance rythmique de l'épicotyle ;

— l'inclinaison et la croissance plagiotropes de l'axe primaire.

3. — Le développement d'axes secondaires distiques plagiotropes.

Il est important de rappeler que phyllotaxie distique et plagiotropie apparaissent parfois simultanément, mais le plus souvent la première avant la seconde, et jamais l'inverse : la distichie précède la plagiotropie et n'est donc pas induite par celle-ci ; son apparition semble répondre à un facteur endogène ; elle correspond à un degré de différenciation important, à caractère irréversible. La part endogène du déterminisme de la courbure et du développement des axes II plagiotropes est difficile à déterminer ; ces étapes semblent en fait surtout influencées par des facteurs externes, ainsi que le montrent les observations effectuées en serre et sur le terrain.

4. — L'établissement du relais du tronc.

Cette étape est importante puisqu'elle détermine l'aspect de l'arbre conforme au modèle de TROLL. Plus que la différenciation de bourgeons à potentialité différente (mais l'étude expérimentale reste nécessaire pour le préciser), il semble que le développement d'un axe-relais au détriment du méristème apical précédent mette à nouveau en jeu la vigueur globale de la plante et sa répartition entre les axes, s'exprimant selon les cas :

— soit comme chez *I. edulis*, où la « concurrence » est visible, temporairement, entre l'axe primaire et l'axe secondaire cherchant à prendre le relais, et se manifeste par la dédifférenciation orthotrope passagère des méristèmes ;

— soit comme chez *I. fagifolia*, où la différenciation plagiotrope irréversible du méristème apical est suivie d'une phase de croissance latérale importante : celui-ci cède donc très probablement de sa vigueur au profit de l'un des axes latéraux situés au niveau de la courbure, sans phase de concurrence. Signalons qu'en aucun cas, le port érigé des portions successives de tronc n'est dû à l'action tardive des tissus secondaires, mais se met en place très tôt, le jeune axe plagiotrope se redressant au fur et à mesure de l'épanouissement des dernières feuilles émises.

L'aspect final est le même, qui est aussi celui d'un petit arbre (5 m) du sous-bois (*I.* cf. *disticha*, forêt de l'Arataye, fig. 31) : le tronc sympodial est constitué de plusieurs tronçons et les relais succes-

Source : MNHN, Paris

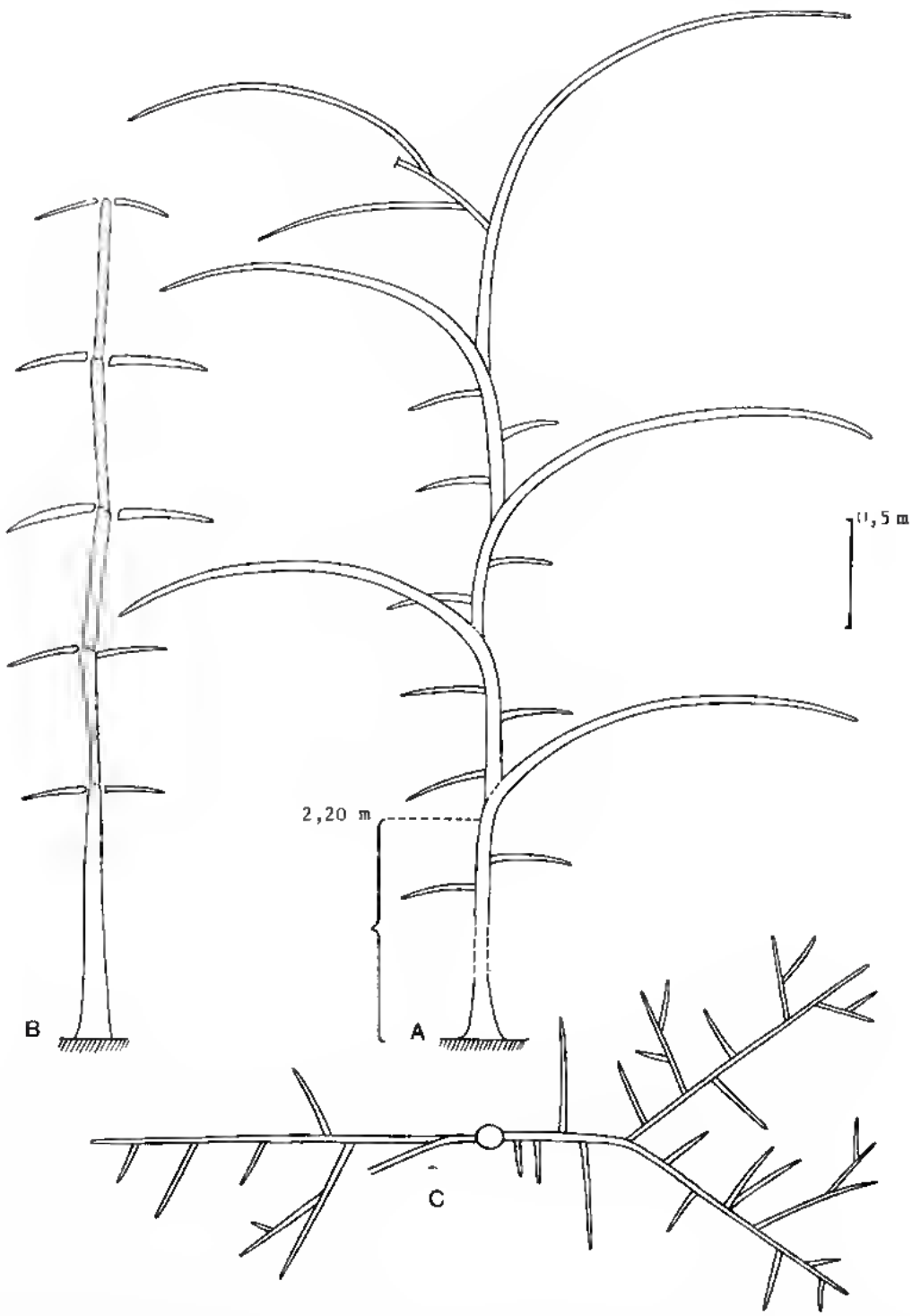


FIG. 31. — *Inga disticha* ; petit arbre de 5 m, sous-bois clair sur pente en forêt primaire (Riv. Arataye, 1978) ; vues de face (a), de droite (b) ; de dessus (c).

Source : MNHN, Paris

sifs sont inclinés dans le même plan ; les rameaux latéraux situés entre deux relais sont peu développés et non ramifiés ; par contre, la partie distale plagiotrope de chaque axe relais, largement ramifiée, forme les étages successifs de branches. Notons également, dans cet exemple, le caractère rythmique de la mise en place des relais pour le tronc.

On a fait l'hypothèse que la hauteur de la phase orthotrope de l'axe primaire est liée au niveau de vigueur global de la plante. S'il en est ainsi pour les étapes suivantes de la croissance, il apparaît que l'équilibre de vigueur entre les axes, déterminé à chaque instant par l'énergie disponible, influence fortement la construction d'une telle architecture ; cet équilibre particulièrement précaire ne se réalise que rarement. Au contraire, les multiples possibilités de variations que permet une telle construction sont à relier, dans le cas des *Inga* forestiers, à leur écologie et semblent constituer un exemple de la valeur adaptative du modèle de TROLL, que l'on résumera ainsi :

— faibles niveaux d'énergie : réduction du nombre des axes, prolongation de la phase orthotrope et donc croissance en hauteur, très lente, vers des niveaux d'éclairement plus favorables ; survie et économie d'énergie par la réduction des axes latéraux ;

— forts niveaux d'énergie : réaction vigoureuse très active permettant le comportement pionnier, le recouvrement rapide du sol par un étalement en largeur d'axes plagiotropes multiples, correspondant à des réitérations précoces masquant plus ou moins le modèle ;

— tous les intermédiaires sont possibles, en particulier la réalisation équilibrée du modèle.

Malheureusement, il n'est pas possible de présenter actuellement une comparaison plus poussée entre les diverses espèces : en raison tout d'abord du manque de relevés pour un nombre suffisant d'individus de chaque espèce à étudier ; mais surtout en raison des variations décrites ci-dessus ; il est probable en effet que deux exemplaires de la même espèce poussant dans des conditions différentes présentent plus de variations architecturales que deux exemplaires d'espèces différentes poussant côte à côte dans les mêmes conditions. Il semble que, plus que la définition génétique du modèle, ce soit le niveau optimal d'énergie requis pour son expression qui varie d'une espèce à l'autre.

Cependant, si plusieurs caractères varient en fonction de l'influence de la vigueur individuelle (hauteur des tronçons orthotropes, nombre et développement des axes plagiotropes non relais, mode de ramification des étages de branches...), d'autres, génétiquement fixés, peuvent correspondre à des variations spécifiques : ainsi la croissance rythmique des axes, le degré de différenciation plagiotrope... Il serait donc intéressant de rechercher d'abord, chez différentes espèces, où se situe le niveau de vigueur optimal pour chacune d'elles grâce à des conditions de culture (et notamment d'intensité lumineuse) étroitement contrôlées ; et ensuite, d'étudier les variations morphologiques influencées par celles du niveau de vigueur, grâce à des modifications également contrôlées des conditions de culture.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

BIOLOGIE ET ECOLOGIE DU GENRE *INGA* EN GUYANE FRANÇAISE.

INTRODUCTION

L'étude morphologique des *Inga*, exposée dans les chapitres précédents et dans PONCY (1984) a été l'occasion de réunir différentes observations écologiques qui apportent des éléments :

— pour apprécier l'importance du genre dans les écosystèmes forestiers guyanais, et en particulier en forêt dense primaire ;

— pour décrire son cycle biologique en Guyane (dissémination, germination, implantation en forêt) et pour évaluer son rôle dans le processus de régénération de la forêt.

Les données recueillies sur le terrain proviennent principalement de trois sites de travaux expérimentaux en forêt, qui ont fait l'objet d'inventaires floristiques. Ce sont (fig. 32) : la forêt primaire bordant la Rivière Arataye (travaux du M.N.H.N., cf. MAURY & PONCY, 1985) ; la forêt secondaire ancienne de Cabassou, aux environs de Cayenne (cf. CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981) ; la forêt de la piste de St-Elie, près de Sinnamary (cf. Bull. ECEREX : Etude et mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais). Des relevés et inventaires pratiqués dans d'autres sites (notamment celui de Trois-Sauts) ont été également utilisés. Ces données sont complétées par celles qu'ont fournies les nombreuses collections du M.N.H.N., abondantes surtout pour les régions de Cayenne, St-Laurent-du-Maroni, Saül, Trois-Sauts...

Rappelons que la Guyane française (située entre 2 et 5° de latitude N) est soumise à un climat équatorial placé sous l'influence de la zone intertropicale de convergence et conditionné par le régime des pluies : la fig. 33 (extraite de PONCY & MAURY, sous presse), réunit les courbes pluviométriques moyennes (sur 15 et 20 ans) et annuelles, qui montrent l'alternance de la saison pluvieuse (décembre á juillet) et de la saison sèche (août à novembre) ; la saison des pluies est généralement interrompue par un épisode plus sec d'intensité variable, entre février et avril, qui apparaît sur les courbes annuelles. Le vent dominant est l'alizé du Nord-Est ; les orages, peu fréquents, surviennent surtout en fin de saison sèche ; la température moyenne de 26° subit des écarts journaliers moyens de 6 à 8° en saison des pluies, 10 à 12° en saison séche.

I. AMPLITUDE ÉCOLOGIQUE DES ESPÈCES GUYANAISES DE *INGA* ; IMPORTANCE DU GENRE DANS L'ÉCOSYSTÈME GUYANAIS.

Le tableau II (p. 102) réunit les sites d'observation ou de récolte de la plupart des espéces guyanaises. Il met en évidence les affinités de celles-ci avec les différents biotopes guyanais et suggére plusieurs remarques sur l'importance des *Inga* dans chacun de ces biotopes.

Source : MNHN, Paris

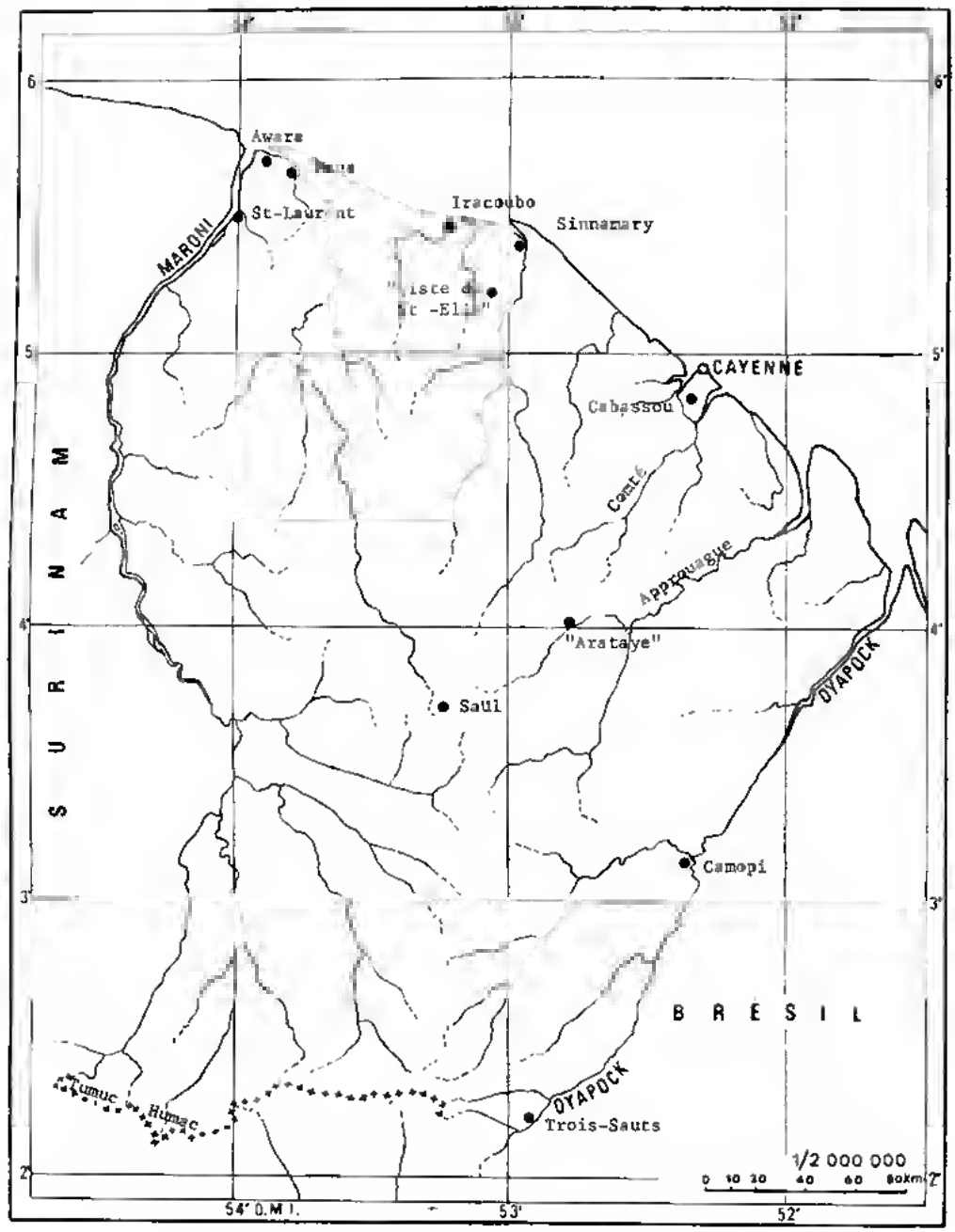


FIG. 32. — Guyane française ; localités citées.

Source : MNHN, Paris

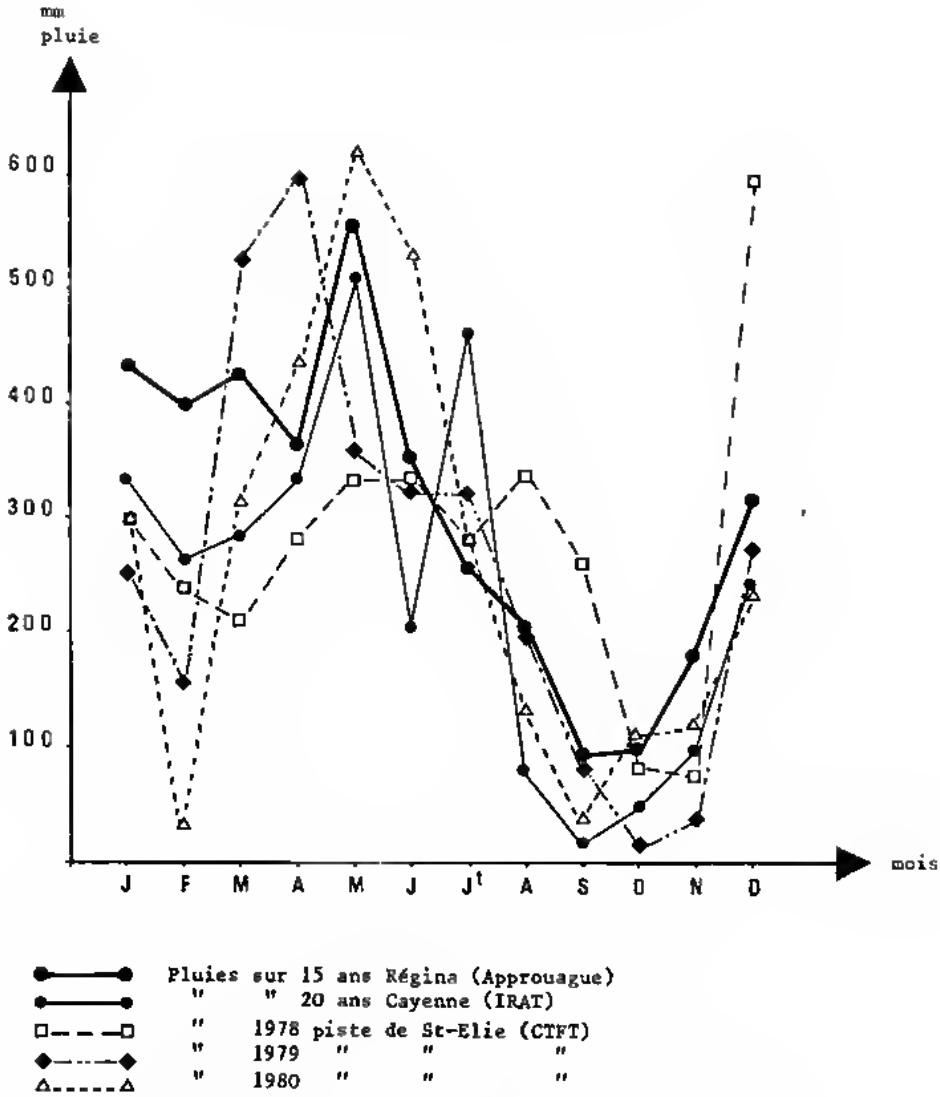


FIG. 33. — Régime pluviométrique de Guyane française.

A. — Les *Inga* forestiers.

1. La forêt primaire de l' « Arataye »

a — Importance quantitative du genre :

L'inventaire floristique global a porté sur une parcelle de 6 ha de forêt : sur 790 arbres de diamètre > 30 cm, 39 sont des *Inga*, soit près de 5 %. Compte tenu de la grande diversité floristique qui caractérise la forêt primaire, il apparaît que le genre *Inga* occupe une place importante parmi les grands arbres. VIEILLESCAZES (1979) lui attribue le 4e coefficient d'abondance après les genres (ou groupes de genres) *Eschweilera/Lecythis, Protium, Carapa/Guarea*, mais cette estimation porte sur 1 ha seulement. Rappelons que les *Inga* sont des arbres de moyenne grandeur, dont le diamètre maximal du tronc se situe le plus souvent aux alentours de 30 cm (le plus grand diamètre relevé étant de 60 cm) : la plupart des tiges, de diamètre compris entre 20 et 30 cm (10 dans 1 ha, d'après VIEILLESCAZES), ont probablement atteint leur développement maximal et n'apparaissent pas dans notre inventaire.

Source : MNHN, Paris

Au Surinam, les inventaires de SCHULZ (1960), qui portent sur plusieurs types de forêt, suggèrent des proportions comparables à celles trouvées dans nos parcelles ; bien que les données soient exprimées de façon très différente, on peut citer l'analyse floristique d'une surface totale de 5,6 ha en forêt dense (mais par quadrats dispersés de 10 × 10 m, voir ci-dessous) : les *Inga* de diamètre supérieur à 25 cm y sont au nombre de 36 environ. Les autres exemples étudiés par cet auteur dans quelques types particuliers de forêt (sur sable blanc ; forêt avec espèce dominante comme *Vouacapoua* ou *Dicorynia*) ne permettent pas de déceler de variations quantitatives significatives au niveau du genre *Inga*.

b — Les espèces forestières :

Parmi les 39 arbres cités ci-dessus, 30 sont identifiables et ont permis de distinguer les 13 espèces suivantes : *I. acrocephala* (1/30), *I. alata* (3/30), *I. alba* (2/30), *I. bourgoni* (2/30), *I. capitata* (1/30), *I. cinnamomea* (1/30), *I. huberi* (4/30), *I. cf. lateriflora* (1/30), *I. leiocalycina* (2/30), *I. marginata* (5/30), *I. pezizifera* (3/30), *I. rubiginosa* (3/30), *I. paraensis (2/30).*

Compte tenu du fait que 9 arbres, soit près du 1/4 des *Inga* de la surface étudiée, n'ont pu être identifiés, il est probable que d'autres espèces pourraient s'ajouter à cette liste et en particulier, peut-être, celles qui ont été observées à proximité de la parcelle considérée, comme *I. acreana, I. edulis, I. splendens.* En outre, 3 autres espèces, abondantes dans la parcelle mais de dimensions modestes, n'apparaissent pas dans nos relevés des grands arbres : ce sont *I. auristellae, I. disticha, I. stipularis.*

2. La forêt secondaire de Cabassou

L'étude des Mammifères arboricoles a été effectuée (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981) sur un terrain de 8 ha dans cette forêt secondaire ancienne — les auteurs estiment son âge à environ 80 ans. Parmi les tiges de diamètre > 30 cm, 3 espèces d'*Inga* ont été recensées : *I. pezizifera*, de loin la plus abondante, *I. alba* et *I. thibaudiana*. En outre, l'inventaire détaillé (toutes les tiges à partir de 3 cm de diam.) effectué par M. F. PREVOST (*in* CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, *l.c.*) indique la présence de 4 autres espèces : *I. acrocephala, I. capitata, I. leiocalycina, I.* cf. *paraensis, I.* cf. *alata.* Il s'agit d'arbres jeunes (3 à 15 cm de diamètre) présents à raison de 1 ou 2 pieds par espèce.

A l'intérieur des 8 ha, les 3 espèces *alba, pezizifera* et *thibaudiana* totalisent à elles seules 84 arbres de diamètre > 30 cm. En ramenant ce chiffre à 6 ha pour pouvoir le comparer à celui de la forêt de l'Arataye, on obtient 63 arbres contre 39 à l'Arataye sur une surface équivalente. En l'absence de données concernant le nombre total, pour toutes les espèces, des arbres de ∅ > 30 cm sur cette parcelle de 8 ha, l'importance quantitative du genre *Inga* n'a pu être évaluée. Mais si l'on admet que les arbres sont plus petits en moyenne en forêt secondaire qu'en forêt primaire, on peut supposer que le nombre de tiges d'*Inga* (63), qui atteint presque le double de celui de la forêt primaire de l'Arataye, représente une proportion 2 à 3 fois plus élevée des grands arbres en forêt secondarisée. Cette abondance contraste avec le nombre réduit (3) d'espèces.

3. La forêt de la piste de Saint-Elie

Les données relatives à ce site sont moins précises que pour les deux précédents, car les informations floristiques proviennent soit de récoltes éparses en forêt, soit d'inventaires vernaculaires trop peu souvent associés à des herbiers de référence.

Parmi les espèces forestières déjà rencontrées en forêt de l'Arataye, on retrouve *I. alba* (apparemment la plus commune), *I. capitata, I. lateriflora, I. leiocalycina, I. pezizifera, I.* cf. *paraensis, I. rubiginosa.* Il faut y ajouter *I. fanchoniana, I. tubaeformis ; I. stipularis*, qui peut atteindre 20 m de hauteur, est fréquent. D'autres espèces sont certainement présentes, dont la reconnaissance aux alentours permettrait d'identifier les formes jeunes qui participent à la régénération sur abattis (v. p. 110) : malgré le petit nombre d'espèces relevé jusqu'ici, la diversité floristique est probablement au moins

Source : MNHN, Paris

aussi importante que dans la forêt de l'Arataye par exemple. Cependant, il apparaît que l'importance quantitative des grands *Inga* (∅ > 30 cm) est beaucoup plus faible dans cette région que dans la forêt de l'Arataye. Les relevés du C.T.F.T. qui portent sur 13,4 ha, et ceux de H. PUIG sur 2 ha (PUIG, comm. pers., 1980), indiquent qu'ils sont au nombre de 2 à 4 par ha : soit environ 20 pour 6 ha, contre 39 en forêt de l'Arataye.

4. Autres localités forestières

L'étude des collections guyanaises en herbier apporte quelques précisions et nous conduit à formuler les remarques suivantes :

— La forêt prospectée aux abords de l'Arataye contient presque toutes les espèces actuellement connues, en Guyane française, dans la forêt dense humide. Font exception notamment *I. fanchoniana, I. melinonis.*

— *I. alba, I. capitata, I. edulis, I. leiocalycina, I. marginata, I. pezizifera,* ainsi que, en sous-bois, *I. stipularis* et *I. auristellae* sont les espèces les plus communes de la forêt primaire. *I. alata, I. acrocephala, I. bourgoni, I. splendens* et surtout *I. cinnamomea, I. huberi,* semblent plus rares.

— La plupart de ces espèces atteignent les forêts proches de la côte (île de Cayenne, forêts de la région de St-Laurent, du Bas-Oyapock...) mais certaines semblent en être absentes, comme *I. auristellae, I. cinnamomea, I. edulis, I. huberi, I. lateriflora.*

— Certaines espèces semblent habiter exclusivement la haute forêt dense (*I. alba, I. cinnamomea, I. huberi, I. marginata, I. melinonis, I. paraensis, I. rubiginosa*), mais beaucoup se rencontrent également dans les milieux ouverts (voir § suiv.).

— La forêt de la région NW de Guyane (Mana, Saint-Laurent), souvent considérée comme floristiquement différente de celle du reste du territoire, contient les mêmes espèces forestières d'*Inga* : une seule n'a pas encore été rencontrée ailleurs en Guyane que dans cette région, *I. heterophylla*, qui croît sur sol sableux ; cette espèce semble exiger un substrat xéromorphe ; d'après SCHULZ (1960 : 175), il s'agit, au Surinam, d'une espèce caractéristique de la « savanna forest ».

— A un type de forêt très particulier est associé *Inga virgultosa* : c'est la forêt sur pente, basse, xérophytique, de transition entre la forêt dense humide et les dômes granitiques ou « inselbergs ». Plusieurs récoltes attestent sa présence dans les sous-bois de telles forêts, souvent en abondance, tant en Guyane qu'au Surinam et en Amapa. On rencontre aussi cette espèce, sporadiquement, en sous-bois des forêts côtières guyanaises. *I. umbellifera* a été également rencontré dans ce type de végétation.

— Un très petit nombre d'espèces habituellement non forestières existent çà et là en forêt, dans des conditions particulières : *I. sertulifera*, en forêt inondable aux abords des cours d'eau (Maroni, Approuague) ; *I. umbellifera* au contraire, parfois rencontré en sous-bois de haute forêt, serait lié dans ces quelques stations à un sol localement soumis à un fort ruissellement : sommet de crête escarpé, affleurement de roche.

B. — Les *Inga* non forestiers.

1. Les *Inga* de la végétation secondaire rudérale.

Les *Inga* sont communs dans tous les sites fortement perturbés portant une végétation basse, héliophile : bords de route, de terrains d'aviation, villages, végétation dégradée de l'île de Cayenne, cultures. Ils appartiennent à 11 espèces au moins : *I. bracteosa, I. cayennensis, I. ingoides, I. nuda, I. pezizifera, I. pilosula, I. thibaudiana, I. sertulifera, I. speciosa, I. stipularis, I. umbellifera.* La plus commune est *I. thibaudiana*, suivie en abondance par *I. ingoides* et *I. cayennensis* ; plus rares sont *I. pilosula* à fleurs jaune vif, et surtout *I. nuda, I. speciosa.*

Ces espèces ont, par ailleurs, des tendances écologiques très différentes. Ainsi *I. nuda, I. pilosula, I. sertulifera* et *I. thibaudiana* sont par ailleurs ripicoles. *I. ingoides* est un composant de la forêt

Source : MNHN, Paris

Espèces	Ripicole	Rudéral	Forêt secondarisée (Cabassou)	Haute forêt: Arataye	Trois-Sauts	Sainte-Elie	Saül	Divers	Zones défrichées: Chablis Arataye	Abattis brûlé	Abattis non brûlé	Abattis Ste Elie	Abattis Trois-Sauts: 1 an (Haxaire)	4 ans (Lescure)	Coupe 25 ha (Ste Elie) (Arbocel)	Forêts diverses: Forêt basse sur sables (côte)	Forêt basse, transition Inselberg	Ilôts forestiers rocheux/savane	Région de St Laurent
acreana	+			+					?										
acrocephala	(+)			+	+			+	+				+						
auristellae	(+)			+	+			+											
alba			+	+	+	+		+	+			+	+	+					+
alata	+			+	+			+	+				+	+					+
bourgoni	+			+				+	+			?							
bracteosa		+							(+)					+					
capitata	(+)		+	+			+	+											
cayennensis		+				(+)									(+)				+
cinnamomea				+			+												
disticha	+			+					(+)										
edulis	(+)			+	+		+	+	+				+	+					
ganchoniana						+													
heterophylla																			+
huberi				+				+											(+)
ingoides		+														+			
leiocalycina	(+)			+	+	+		+	+	?	?								+
marginata				+			+	+	+	?	?				?				
meissneriana	+																		
melinonis								+											+
nobilis	+																		
nuda	+	+							+										
paraensis				+	+	?		+											(+)
pezizifera	(+)	+	+	+		+		+	+	+		+			+				+
pilosula	+	+																	
ricardorum	+																		
rubiginosa				+	+	+	+	+						+					+
sertulifera	+	+																	
speciosa	+	+																	
splendens	(+)			+				+					+						
stipularis		+*		+	+	+	+	+	+										
thibaudiana	+	+	+							+			+		+	+			+
tubaeformis						+		+		+									
umbellifera	(+)	+															+		
virgultosa																+	+		

TABLEAU 2 - Ecologie des espèces guyanaises de Inga

x pas en zone côtière. (+) présence sporadique ou rare. ? identification incertaine.

Source : MNHN, Paris

basse côtière sur sables (région de Mana notamment) ; *I. umbellifera* semble préférer les substrats rocheux. *I. pezizifera* et *I. stipularis* sont les seules espèces communes avec la flore forestière. La première, accidentellement ripicole, est surtout un grand arbre forestier ; la deuxième, qui habite aussi le sous-bois de la haute forêt, montre ainsi une grande tolérance vis-à-vis des conditions d'éclairement, mais sa présence en végétation secondaire est peu fréquente. *I. cayennensis* semblait exclusivement rudérale en Guyane, mais son amplitude écologique reste mal connue : au Surinam et au Pará, elle existe aussi en « forêt mésophytique » ; la récolte, dans la forêt de la piste de Saint-Elie, de jeunes plants appartenant à cette espèce, indique qu'elle existe, au moins accidentellement, dans certains sites de forêt ; mais elle n'a été observée ni parmi les *Inga* pionniers ni parmi les arbres adultes.

Ces considérations sont valables pour la végétation secondaire de la bande côtière, la plus importante. A l'intérieur du pays, *I. cayennensis, I. ingoides* semblent absentes de la végétation rudérale. Par contre, *I. stipularis* est présent dans la région de la piste de Saint-Elie, mais absent de la végétation secondaire côtière ; et *I. bracteosa*, à floraison spectaculaire, pousse aux bords des chemins à Trois-Sauts et à Saül, mais n'atteint pas la côte. Remarquons enfin que *I. bracteosa, I. cayennensis, I. ingoides* ne sont pas ripicoles (v. § suiv.).

2. Les *Inga* ripicoles

La moitié environ des espèces guyanaises sont ripicoles. Très peu d'entre elles semblent habiter exclusivement les rives des cours d'eau : ce sont *I. meissneriana, I. nobilis, I. ricardorum*. Les autres espèces se développent tant au bord des fleuves que dans d'autres milieux, et peuvent ainsi être :

(a) ripicoles et forestières : ainsi, parmi les espèces forestières citées plus haut, *I. alata, I. acrocephala, I. auristellae, I. bourgoni, I. capitata, I. disticha, I. edulis, I. leiocalycina, I. pezizifera, I. splendens*. Pour la plupart d'entre elles, la situation ripicole semble accidentelle et rare (et surprenante pour des espèces dont le développement est considéré comme sciaphile (cf. p. 110) comme *I. auristellae, I. capitata*) ; mais *I. bourgoni, I. leiocalycina, I. splendens* sont plus fréquents sur les rives ;

(b) ripicoles et de végétation non forestière (secondarisée ou non) : ce sont *I. nuda, I. pilosula, I. sertulifera, I. speciosa, I. thibaudiana, I. umbellifera*. *I. sertulifera* est essentiellement ripicole, tandis que *I. umbellifera* ne l'est qu'exceptionnellement.

Les *Inga* ripicoles les plus abondants sont *I. nobilis, I. thibaudiana, I. sertulifera*.

3. Présence du genre *Inga* dans quelques biotopes naturels en région côtière.

— Forêt-galerie en savane et lisière forêt-savane : curieusement, on n'a pas trouvé d'*Inga* en forêt-galerie, et pratiquement pas non plus le long des lisières forêt-savane (rares exemplaires de *I. thibaudiana*), bien que ces lisières aient été visitées à plusieurs reprises, entre Cayenne et Iracoubo (1978). Les collections d'herbiers guyanais n'ont fourni qu'un seul exemple, attribué à *I. sertulifera* (Benoist s.n.).

— Ilôts forestiers en savane : dans ces parcelles de forêt développées çà et là en savane autour d'affleurements rocheux, on trouve *I. umbellifera* et *I. pilosula*.

— Savane : exceptionnellement, *I. pilosula* a été observé en savane à *Byrsonima*, où il adopte d'ailleurs le même port que ces derniers et y fructifie, malgré l'action du feu.

— Forêt claire sur sable : on y rencontre fréquemment *I. ingoides, I. thibaudiana* et *I. heterophylla* ; le cas de ce dernier, strictement localisé dans la région de Saint-Laurent/Mana, a été évoqué plus haut.

Source : MNHN, Paris

C. — Discussion, conclusions.

Il faut insister sur l'importance, quantitative et qualitative, du genre *Inga* en forêt primaire dense humide : on peut estimer à une vingtaine, soit plus de la moitié des espèces actuellement recensées jusqu'ici en Guyane française, celles qui entrent dans la composition floristique de cette forêt. Evidemment l'existence, généralement admise aujourd'hui, d'une répartition « en mosaïque » des espèces en forêt tropicale ne permet pas d'extrapoler, à partir de l'analyse d'une surface restreinte, à la composition floristique de toute la forêt. Toutefois la méthode d'analyse de SCHULZ (1960 : 167 ; nombreuses placettes de surface réduite, dispersées sur une grande surface en forêt) atténue largement le risque d'erreur : elle a donné, pour le genre *Inga*, des résultats d'un ordre de grandeur comparable à ceux obtenus dans la forêt de l'Arataye. DE GRANVILLE (1976) a également remarqué l'abondance des *Inga* en forêt guyanaise (près des rives du grand Inini), surtout sur terrain bien drainé (plateau et haut de pente ; « flat » non inondable) ; dans l'une des parcelles, le 2e coefficient d'abondance leur est attribué. On a remarqué cependant que la forêt de la piste de St-Elie est beaucoup moins riche, en nombre d'espèces et en nombre de tiges ; des différences d'ordre édaphique interviennent sans doute entre cette région et celle de l'Arataye par exemple : l'une est installée sur un substrat schisteux, tandis que l'autre couvre le socle granitique. Quoi qu'il en soit, le nombre élevé d'espèces comptées sur une surface réduite, et confirmé dans diverses autres localités guyanaises, indique une diversification importante du genre *Inga* en milieu forestier. Ce nombre ne peut qu'augmenter grâce aux progrès à venir de l'inventaire floristique, encore très insuffisant en Guyane. C'est dire que la « réputation » des *Inga*, considérés habituellement comme appartenant aux végétations de milieux ouverts, n'est pas fondée. Si cette erreur a pour cause la méconnaissance de la floristique plus importante pour la haute forêt que pour les milieux ouverts, on peut penser que nombreux sont les taxons touchés par une telle inexactitude.

La comparaison, quantitative et qualitative, des populations d'*Inga* dans deux forêts très différentes (Arataye, 6 ha ; Cabassou, 8 ha) apporte un exemple floristique précis de l'appauvrissement floristique de la forêt secondarisée qui, en corollaire, privilégie quantitativement un petit nombre d'espèces (dominance numérique très marquée de *I. pezizifera*, à Cabassou).

La différence floristique entre la forêt et les divers milieux ouverts non ripicoles est nette. *I. pezizifera* est la seule espèce commune à ces deux types de biotopes. Cette ségrégation est d'autant plus remarquable que la plupart des espèces forestières sont pionnières et se développent donc en condition héliophile (voir aussi p. 111).

L'abondance, prévisible, des espèces ripicoles se confirme, mais : (1) rares sont les espèces exclusivement ripicoles ; (2) la moitié des espèces guyanaises ne sont pas ripicoles ; (3) sont éventuellement ripicoles, les espèces appartenant tant à la flore de haute forêt qu'à celle de la végétation ouverte, secondaire ou non. Le développement des jeunes plants de la majorité des espèces est héliophile, aussi il n'est pas surprenant de les rencontrer au bord des cours d'eau. L'absence de nombreuses espèces dans la végétation ripicole ne peut s'expliquer par le rôle de l'éclairement que pour les quelques espèces sciaphiles, encore que *I. auristellae* et *I. capitata* semblent s'accommoder, éventuellement, d'un milieu ouvert. Le facteur limitant est plutôt, pour les espèces non ripicoles, la forte hydromorphie du sol riverain. Malheureusement, en forêt, les données pédologiques manquent, mais il est probable que les espèces à la fois forestières et ripicoles se développent, en forêt, dans des stations à sol mal drainé plus ou moins inondable ; certaines ont sans doute simplement peu d'exigences édaphiques. En végétation côtière, il est plus facile de mettre en relation, par exemple, l'écologie non ripicole de *I. ingoides* et *I. cayennensis* avec les sols qui les accueillent, riches en sables et excessivement drainés.

Cette analyse succincte, encore imprécise puisque beaucoup d'espèce restent mal connues, montre cependant que, si très peu d'espèces sont exclusives de milieux particuliers (ex. *I. virgultosa*), la plupart sont adaptées à des milieux variés dans lesquels elles cohabitent. C'est le cas pour 13 espèces au moins,

Source : MNHN, Paris

qui vivent côte à côte sur notre parcelle de 6 ha en forêt primaire de l'Arataye. Une telle cohabitation d'espèces très affines dans un milieu homogène est difficile à expliquer ; elle pourrait être liée à la phénologie, ou à la biologie florale (v. ci-dessous) ; c'est peu probable, en tout cas, pour les espèces de la section *Bourgonia* (5 espèces de cette section sont présentes en forêt de l'Arataye), dont les fleurs sont presque semblables, par leur forme et leurs dimensions.

Toutefois, il apparaît que des espèces morphologiquement très voisines occupent parfois des biotopes séparés. Ainsi les 3 espèces guyanaises de la série *Inga* Leon (v. p. 64) :

— *I. edulis* vit en haute forêt, et compte parmi les espèces pionnières lors du recrû forestier en forêt primaire (p. 110) ;

— *I. ingoides* est banal en forêt basse côtière sur sol sableux, et fréquent également dans la végétation secondaire rudérale de la région côtière ;

— *I. meissneriana* est exclusivement ripicole.

Un autre cas de vicariance écologique est illustré par deux espèces très proches (leurs fruits en particulier sont semblables, jaune vif à maturité) de la section *Leptinga* : *I. sertulifera*, très fréquemment ripicole, est associée aux sols fortement hydromorphes, tandis que *I. umbellifera* préfère les conditions xériques d'un substrat rocheux.

II. La régénation naturelle des *Inga* et leur rôle dans le recrû forestier

A. — Remarques sur la phénologie et la biologie florale.

En ce qui concerne la phénologie des *Inga* en Guyane, les dates de récoltes relevées sur les spécimens d'herbier indiquent que quelques espèces fleurissent plutôt pendant la saison sèche (septembre à décembre) ; mais la plupart d'entre elles ont une floraison très irrégulière. La production de fruits, fréquente de février à avril, explique l'idée répandue selon laquelle la fructification optimale des *Inga* a lieu au moment de petit été de mars, mais pour beaucoup d'espèces, la fructification est irrégulière et répartie sur toute l'année.

Les données concernant la pollinisation sont rares pour le genre *Inga*. Cependant, la cohabitation, dans un milieu aussi homogène que la forêt guyanaise, d'espèces dont les fleurs se ressemblent fortement par la taille et la forme, laisse supposer qu'il y aurait beaucoup à attendre de l'étude des mécanismes de la pollinisation (horaires, spécificité des pollinisateurs). Winkler (1907) signale que *I. edulis* est visité par des papillons Sphingidés du genre *Nephele* : Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1975) ont décrit la pollinisation de *I. thibaudiana* par les Sphingidés, pendant les premières heures de la nuit ; et au Panama, les fleurs de *I. heterophylla* seraient visitées par des papillons diurnes (d'après Gentry, comm. pers., 1979). Au sud du Brésil, les grosses fleurs de *I. sessilis* sont, d'après Vogel (1968), chéiroptérophiles. Cet auteur suggère qu'il s'agit d'une exception au sein d'un genre par ailleurs essentiellement entomophile. L'ornithophilie existe aussi chez les *Inga*, au moins chez une espèce : au Venezuela, J. J. Petter a photographié la visite des fleurs de *I. sp.* (cf. *ingoides* ou *vera*) par un colibri (*in* Ligabue Ed., « Alto Orinoco, Indios e ambiente », 1978) ; en Guyane, les fleurs de *I. ingoides* seraient visitées successivement par les colibris — en fin d'après-midi — et par de très petites chauve-souris — à la tombée de la nuit — (P. Charles-Dominique, comm. pers., 1979). L'étude actuellement la plus précise de la biologie florale des *Inga* est celle de Koptur (1983), qui porte sur 7 espèces costariciennes et met en évidence d'une part des différences phénologiques au niveau des dates, mais surtout des horaires de floraison ; d'autre part une importante diversification de la pollinisation, essentiellement entomophile (19 familles d'insectes dont 11 de papillons), mais aussi ornithophile (Trochilidae) et chéiroptérophile (rare).

Source : MNHN, Paris

B. — Biologie de la dissémination des graines et de la germination.

1. La dissémination zoochore

Nos observations personnelles en forêt guyanaise, largement complétées par les résultats de l'équipe de P. CHARLES-DOMINIQUE (CH.-DOMINIQUE *et al.*, 1981) et les explications que celui-ci m'a aimablement communiquées, permettent de préciser un peu les modalités de la dissémination des graines des *Inga*.

BORZI (1903) a observé et décrit, chez *I. feuillei*, l'ouverture des fruits mûrs, encore en place dans l'arbre, par les Oiseaux qui sont friands de la pulpe. La gousse des *Inga* est indéhiscente (v. p. 15) ; de plus chez les espèces guyanaises que nous avons observées, elle ne possède généralement pas de mécanisme d'abscission : en effet, on ne trouve pas en forêt de gousse mûre saine au pied des *Inga* fructifiés, mais seulement des fruits immatures ou parasités, ou des débris (toutefois, fait exception *I. fanchoniana*, dont les gousses mûres ont été récoltées au pied de l'arbre porteur et montraient des traces de Rongeurs terrestres : PREVOST, comm. pers., 1981). En milieu ouvert (ripicole, végétation secondaire), on peut observer fréquemment les gousses vides, séchées, encore en place sur l'arbre.

Les Vertébrés arboricoles frugivores (Mammifères, Oiseaux) sont les principaux disséminateurs des graines : attirés par la pulpe sucrée qu'ils consomment, ils ouvrent les gousses encore en place dans l'arbre. La consommation au sol et la dissémination par les animaux terrestres sont sans doute très limitées.

Le rôle des animaux diffère selon qu'ils consomment les fruits immatures ou mûrs, qu'ils avalent la graine complète ou seulement la pulpe. Ainsi certains Rongeurs (*Coendou, Echimys*) consomment la graine entière en la détruisant ; quant aux Oiseaux (Perroquets), ils ne consomment pas les embryons, mais en prélevant la pulpe, ils en détruisent la plus grande partie avant de les rejeter. La dissémination des graines aptes à germer est alors possible, mais accidentelle et peu efficace. Les vrais disséminateurs sont les Singes, Marsupiaux, Ecureuils, Kinkajous. L'efficacité de la dispersion dépend de leur comportement alimentaire : certains (dont les Ecureuils) sucent la pulpe et rejettent le « noyau ». Leur action se limite à libérer la graine du fruit et à la semer au pied de l'arbre qui l'a produite, ou très près de celui-ci : la dispersion est limitée dans l'espace, et donc peu efficace. D'autres animaux ingèrent la graine complète et la rejettent dans leurs excréments, laissant l'embryon intact. Ils effectuent donc un transport efficace des semences loin de l'arbre porteur. Le Kinkajou en particulier, qui effectue de grands déplacements, est considéré (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981) comme un excellent disperseur pour les graines de nombreuses espèces arborescentes guyanaises.

Selon les cas, l'embryon se trouve libéré soit nu, soit enveloppé de la partie interne, non pulpeuse, du tégument. En tout cas, c'est un embryon dépourvu de toute protection qui atteint le sol.

Remarque : les fruits de *I. ingoides* s'ouvrent parfois, partiellement, dans l'arbre. Chez cette espèce comme chez *I. edulis*, on trouve des plantules en abondance sous l'arbre fructifié. La dispersion par les animaux ne s'effectuerait donc pas, ou mal. Il est probable que ceux-ci consomment les pulpes, mais sans ingérer les embryons qu'ils rejettent sous l'arbre. Cela s'explique mal : il est possible que la richesse particulière des cotylédons en tannins, par exemple, ne suffise à exclure que la graine soit ingérée.

Ainsi, la production d'une pulpe comestible par le tégument de la graine confère réellement à ce tégument le rôle écologique d'un arille. La pulpe, partie comestible d'un fruit parfaitement adapté à la zoochorie, se développe, à la fin de maturation du fruit et de la graine, alors que l'embryon viable devient apte à germer. Les animaux arboricoles qui consomment les graines agissent soit comme « destructeurs », soit comme « disperseurs » efficaces des semences. De telles caractéristiques sont, d'après P. CHARLES-DOMINIQUE, communes à différentes espèces forestières arborescentes dont la phénologie, de type irrégulier (dans le temps et en abondance), compense l'absence de protection, morphologique ou chimique, contre l'action des prédateurs destructeurs des fruits immatures.

Source : MNHN, Paris

2. La germination

a. Délai et taux de germination : la germination a été observée sur le terrain et en serre (cf. p. 17 et PONCY, 1984) ; elle a lieu généralement immédiatement après le semis, sans période de latence ; la levée s'effectue dans un délai de 5 jours à 3 semaines, comme le montre la fig. 34 : les espèces qui apparaissent sur la partie gauche du graphique ont le délai de germination le plus court, avec le taux le plus élevé et l'échelonnement des levées le plus faible. Pour plusieurs autres espèces dont les semis ont été effectués directement sur le terrain (*I. alata, I. ingoides, I. nobilis, I. splendens, I. thibaudiana*), les résultats n'apparaissent pas sur le graphique mais leurs germinations ont les mêmes caractéristiques ; leurs graines, provenant de fruits récoltés sur l'arbre, et semées dans un délai de 24 h après la récolte, ont germé immédiatement et en totalité ; après une semaine, s'amorçait l'épanouissement des deux premières feuilles. Pour les autres espèces, les levées s'échelonnent entre 2 et 4 semaines avec un taux inférieur à 50 %. *I. sertulifera* a montré le délai de germination le plus long : 3 à 6 semaines, avec un taux inférieur à 30 %, et l'échelonnement le plus grand. Dans les conditions optimales, la germination semble donc avoir lieu dans les deux semaines qui suivent le semis. Pour les lots de graines dépassant ce délai (excepté *I. alba*), le pouvoir germinatif est supposé déjà altéré. Dans ce cas, les graines peuvent encore germer dans un délai de 3 à 6 semaines. Mais, en général, si la germination n'a pas lieu, la mort des embryons est constatée dans le mois qui suit le semis.

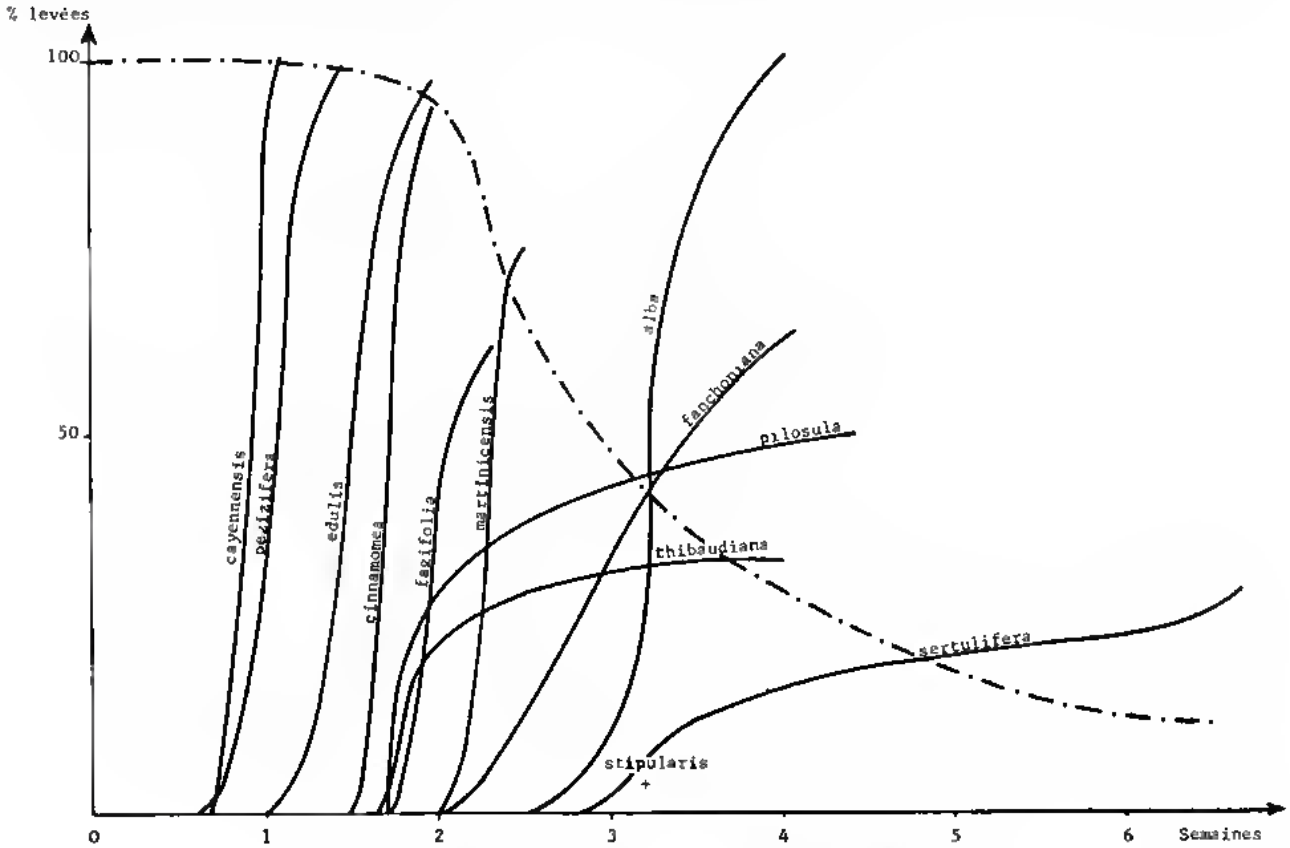


FIG. 34. — Délai et taux de germination de quelques *Inga* guyanais.

De telles caractéristiques de la germination paraissent banales dans un milieu aussi constamment favorable que la forêt équatoriale. Les données manquent en région néotropicale. Mais, en effet, DE LA MENSBRUGE (1966) indique que « de nombreuses essences » d'Afrique équatoriale ont une germination « très rapide » (moins de 2 semaines) ou « rapide » (2 à 6 semaines). En Malaisie, une estimation

Source : MNHN, Paris

de NG (1978) porte sur 180 espèces d'arbres de la forêt dense : 65 % d'entre elles ont des graines capables de germer dans un délai de 12 semaines et sont qualifiées d'espéces á germination rapide.

b. Viabilité des graines : l'altération du pouvoir germinatif est fonction du temps écoulé entre la récolte du fruit mûr et le semis, mais aussi des conditions de conservation des fruits. Elle est trés précoce, et s'amorce sans doute dés la maturité complète du fruit (v. § *d*). Ainsi, parmi les lots de graines que nous avons semées :

— celles de *I. sertulifera* proviennent de fruits mûrs récoltés sur l'arbre (F. HALLÉ, févr. 1978), parfaitement sains et dont le semis a été effectué 17 jours aprés la récolté ; taux de germination : 25 % ;

— celles de *I. fagifolia* ont été semées 8 jours aprés la récolte (au sol) de gousses fraîchement tombées ; taux de germination : 60 % ;

— celles de *I. pilosula* (Pérou) proviennent de fruits également récoltés à terre 18 à 20 jours avant la date du semis ; taux inférieur á 50 %.

c. Causes de la perte du pouvoir germinatif : il est probable que la vigueur de l'embryon s'altère, par asphyxie, s'il n'est pas libéré rapidement de la gousse. Mais la dessiccation semble la cause principale de la perte du pouvoir germinatif. Quelques jours après la récolte la pulpe brunit et se dessèche, même dans le fruit encore fermé. Une centaine de graines reçues de Itabuna/Bahia, débarrassées de leur pulpe et séchées, ont pourri rapidement après le semis.

Ceci appelle une remarque au sujet de la « résistance » de l'embryon : BORZI (1903) a démontré que l'embryon de *I. feuillei*, séparé du tégument lorsque la graine est mûre, a acquis, par transfert aux cotylédons du rôle protecteur du tégument manquant, une bonne capacité de résistance notamment vis-á-vis de la dessiccation (cotylédons à cuticule épaisse, à épiderme dépourvu de stomate ; axe embryonnaire fortement pubescent). Il nous semble au contraire que l'embryon soit incapable de supporter la déshydratation, et que l'adaptation soit dans le sens de la présence autour de l'embryon d'une enveloppe lui assurant une humidité constante. La pulpe aurait un rôle important dans la protection de l'embryon mûr avant la dissémination, en assurant par sa forte capacité de rétention d'eau une humidité importante à l'intérieur de la gousse. Si la pulpe se dessèche, l'embryon ne survit pas longtemps. L'aspect de la pulpe, son état d'hydratation, est un bon critére de la fraîcheur du fruit et de la viabilité des graines. Cette derniére, altérée lorsque le délai augmente entre la chute (ou la cueillette) du fruit mûr et le début de la germination, l'est d'autant plus que le fruit est soumis à la dessiccation. Au Brésil, CAVALCANTE (1972, 1976), MAIXNER & FERREIRA (1978) ont également attiré l'attention sur la vulnérabilité à la sécheresse des graines de *Inga* et sur la nécessité de les semer rapidement.

d. Autres remarques :

— Désynchronisation entre maturité du fruit et maturité de la graine. Les considérations précédentes ne prennent pas en compte le stade de maturité de la graine, donc le moment oú elle est apte à germer : deux lots de graines de *I. nobilis*, prélevés l'un dans des fruits très mûrs, l'autre dans des fruits encore verts, ont germé de la même façon. Les graines de *I. splendens* ont levé avec vigueur dés le semis, alors que les fruits n'étaient pas mûrs pour la consommation de la pulpe, encore trés peu développée ; l'observation de nombreux fruits d'autres espéces montre que le développement de la pulpe est tardif et correspond au stade ultime de maturation de la graine, mais que l'embryon est apte à germer avant ce stade. La faible viabilité des graines aprés la dissémination serait ainsi compensée par leur maturité plus précoce que celle du fruit. Cette désynchronisation, probablement trés fréquente chez les arbres de forêt tropicale humide, paraît adaptée á la déhiscence par les animaux arboricoles (et terrestres) qui rend très aléatoire le moment de l'ouverture du fruit. Par exemple, les perroquets consomment des fruits encore immatures, mais dont les graines sont déjà aptes à germer, comme nous avons pu le contaster en semant des graines de *I. alata* rejetées par ces Oiseaux.

— « Viviparité » : BORZI (1903) avait remarqué qu'en l'absence d'ouverture du fruit par les oiseaux, les graines de *I. feuillei* commencent à germer à l'intérieur de la gousse encore en place sur l'arbre ; la pression exercée par la germination provoquerait la déhiscence de la gousse et la chute des plantules qui pourraient ainsi s'enraciner. LEÓN (1966) et DUCKE (1969) mentionnent également cette particularité chez les *Inga* d'Amérique Centrale. Nous l'avons aussi observée chez quelques espéces

Source : MNHN, Paris

guyanaises (*I. sertulifera, I. nobilis, I. pilosula, I. edulis, I. fanchoniana*) : la radicule atteint 1 à 5 cm, et s'insinue entre la pulpe et le péricarpe ; les cotylédons restent apprimés et la gemmule n'est pas du tout développée. La proportion de graines « vivipares », lorsqu'elles existent dans un lot de fruits, est de l'ordre de 1 à 5 %, donc très inférieure à celle des embryons qui moisissent ou se dessèchent. On peut supposer qu'une telle tendance existe chez la plupart des espèces d'*Inga*. Mais, contrairement à ce que semble suggérer LEON (1966 : 271 ; « once the embryo reaches the ground the already advanced germination accelerates... »), il ne s'agit pas de la stratégie habituelle et optimale de germination. Cette germination « précoce », qu'on ne saurait comparer à la viviparité des *Rhizophora*, semble plutôt se produire de façon accidentelle lorsque le fruit n'a pas été ouvert par les prédateurs, et permettre aux embryons particulièrement vigoureux de continuer leur développement dans un fruit resté clos. Il est peu probable qu'elle se produise avant l'abscission du fruit ; cela n'a pas été observé sur le terrain, même dans les fruits d'un *I. ingoides* pourtant très mûrs et partiellement fendus. D'autre part, la survie de la graine n'en serait pas favorisée.

— Influence de la prédation sur le taux de germination : si l'on admet que les graines dont le pouvoir germinatif n'est pas altéré germent à près de 100 %, on doit remettre en question l'importance du rôle de la prédation sur le pouvoir germinatif. HLADIK & HLADIK (1969), ayant analysé l'effet du transit des graines de nombreuses espèces forestières dans le système digestif des Singes, ont conclu que dans de nombreux cas (dont celui des *Inga*) la levée des graines est nettement favorisée par la prédation. Cependant nos semis, bien qu'aucun n'ait subi un tel traitement, réalisent un taux de germination maximal.

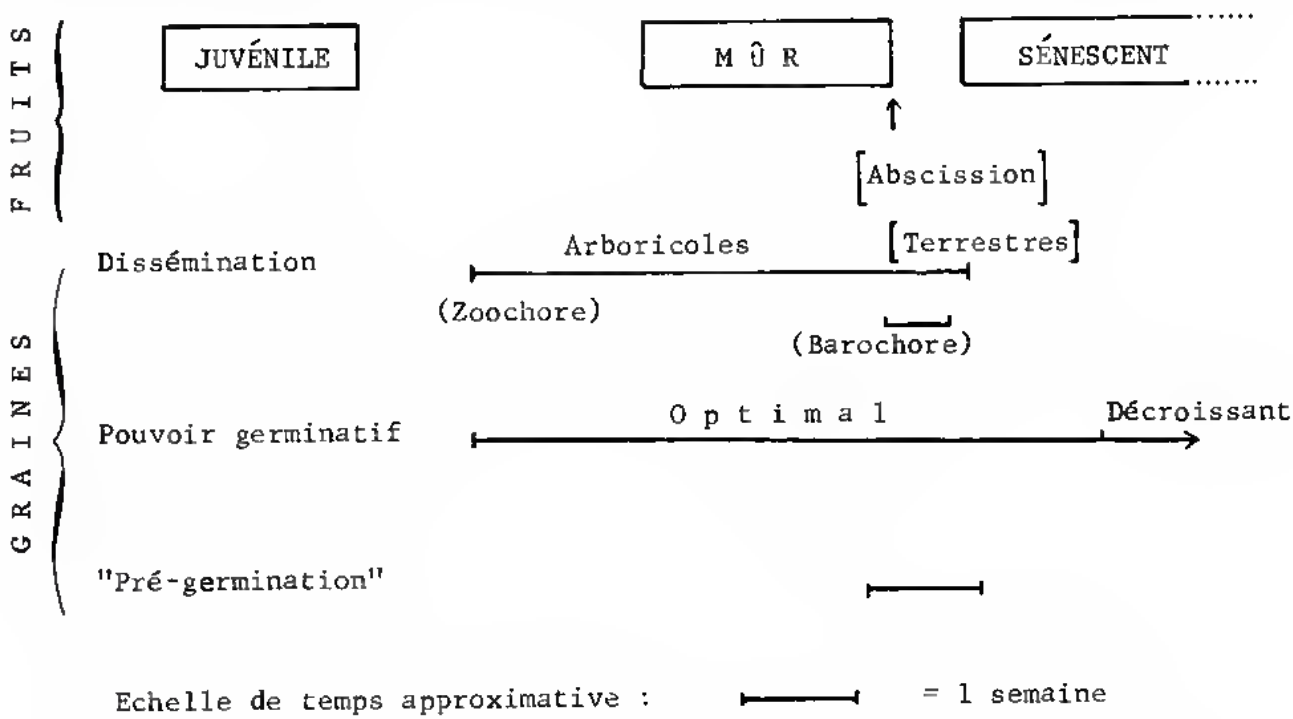


FIG. 35. — Maturation et viabilité des graines.

Conclusion : Les graines des *Inga* guyanais, totalement dépourvues de dormance, perdent rapidement leur pouvoir germinatif. Les graines disséminées en forêt par des animaux arboricoles qui ne fréquentent pas les zones défrichées, y germent immédiatement, dans les conditions sciaphiles du sous-bois, donnant naissance aux jeunes plants orthotropes décrits au chapitre précédent. Les caractéristiques probables de la stratégie de la germination sont résumées par le diagramme de la fig. 35. (L'unité de temps est approximative : la durée de la phase de pouvoir germinatif optimal ne pourra être précisée qu'après des observations plus nombreuses et plus rigoureuses).

Source : MNHN, Paris

C. — Le développement du jeune plant.

Nos observations sur le terrain ont permis de mettre en évidence la présence des formes juvéniles de plusieurs espèces d'*Inga*, tant en sous-bois de forêt structurée que dans des milieux ouverts (chablis, abattis...). Nous ne présenterons pas ici l'analyse détaillée des relevés effectués, dont le plus important porte sur 4 hectares en forêt de l'Arataye (cf. MAURY & PONCY, sous presse), ni la comparaison avec les données recueillies (personnellement ou par d'autres auteurs) sur d'autres sites (tableau II, p. 102). On présentera seulement, brièvement, les données qu'elle fournit pour tenter de décrire les modalités d'implantation des *Inga* en forêt et leur rôle dans le recrû forestier.

1. Structure du peuplement d'*Inga* en forêt

On trouve en forêt les formes juvéniles de la plupart des espèces signalées dans les inventaires des grands arbres (v. p. 99). Les trés jeunes plants (jusqu'à 50 cm de hauteur) notamment ceux de *I. pezizifera*, *I. marginata*, *I. huberi* (en forêt de l'Arataye), *I. stipularis*, *I. capitata*, sont abondants (plus de 100 plants de $\varnothing \leq 1$ cm par hectare) ; ceux de *I. leiocalycina*, *I. paraensis*, *I. acrocephala*, *I. rubiginosa*, *I. splendens*, *I. bourgoni*... sont moins nombreux (moins de 100 / ha).

Globalement les *Inga*, répartis dans toutes les classes de diamètre, présentent une distribution d'essences d'ombre (ROLLET, 1974). C'est aussi le cas de quelques espèces (*I. capitala*, *I. huberi*, *I. pezizifera* : fig. 36), dont on peut dire qu'elles régénèrent bien en forêt ; d'autres, comme *I. rubiginosa*, sont présentes aux stades juvéniles ($\varnothing \leq 1$ cm), et dans les classes de $\varnothing > 10$ cm, mais manquent entre les deux ; 4 espèces n'ont été rencontrées qu'à l'état de plantules ou de très jeunes plants (jusqu'à 50 cm) et sont absentes des classes 1 à 15 cm : ce sont *I. alba*, *I. bracteosa*, *I. edulis*, *I. thibaudiana*.

2. Les *Inga* pionniers dans les zones défrichées

Dans diverses zones de forêt perturbée ou défrichée (chablis naturels ou artificiels, âgés de 1 an ou plus ; abattis, brûlés ou non brûlés ; exploitation forestière), on reconnaît une quinzaine d'espèces, toutes déjà rencontrées en forêt non perturbée, au moins à l'état de jeune plant. Les plus fréquentes sont *I. pezizifera*, *I. alba*, *I. edulis*, *I. alata*, *I. stipularis*, *I. marginata*, *I. thibaudiana*. N'ont jamais été observés dans ces milieux ouverts *I. auristellae*, *I. capitata*, *I. huberi*.

D. — Discussion : implantation des *Inga* en forêt et importance des *Inga* pionniers.

L'étude morphologique comparée des *Inga* juvéniles (chap. III) a permis de montrer comment, grâce à la souplesse du modèle de TROLL, les jeunes *Inga* peuvent s'adapter à des conditions écologiques — et notamment d'intensité lumineuse — variées.

On pourrait distinguer plusieurs stratégies, en fonction de seuils croissants pour l'énergie lumineuse :

(1) Développement complet en sous-bois, pour les espéces sciaphiles (*I. auristellae*, *I. capitata*, *I. huberi*) qui régénèrent en sous-bois dans des conditions d'éclairement faible.

(2) Développement possible, indifféremment en sous-bois ou en chablis, avec des modalités de croissance variables selon les cas, évoquées au chapitre précédent : ce serait le cas de nombreuses espèces forestières (*I. alata*, *I. leiocalycina*, *I. marginata*, *I. pezizifera*, *I. splendens*, *I. stipularis*...).

Source : MNHN, Paris

(3) Croissance bloquée à un stade très jeune en sous-bois : c'est le cas pour *I. alba, I. edulis, I. thibaudiana*, qui exigent un éclairement fort pour poursuivre leur développement, mais sont capables de survivre en attendant que les conditions deviennent favorables.

Ces trois stratégies illustrent des mécanismes adaptatifs qu'il nous paraît intéressant de commenter :

1. Adaptations aux conditions sciaphiles

— L'étude morphologique montre que la phase orthotrope, monocaule ou peu ramifiée, est prolongée en sous-bois : cette aptitude donne aux espèces des groupes (1) et (2) la possibilité de se développer en sous-bois, avec de faibles niveaux d'énergie disponible et à un rythme plus lent qu'en pleine lumière. Elles auraient alors le comportement des « nomades sciaphiles » d'OLDEMAN, profitant des marges du chablis ou de trouées plus claires en forêt (HALLÉ *et al.*, 1978 : 383), ou celui des espèces qui, selon OLDEMAN (1974), « s'insinuent graduellement dans une voûte légèrement endommagée » et « réagissent vigoureusement à de très petites améliorations des conditions écologiques ». C'est aussi, en Côte d'Ivoire, le cas de *Turraeanthus africana* dont la stratégie de régénération est décrite par ALEXANDRE (1977) comme de type « forêt-forêt » (mais cette espèce, contrairement aux *Inga*, ne supporte pas l'éclairement fort). *I. stipularis* semble être un exemple de cette stratégie : cet arbre a le plus souvent des dimensions modestes mais peut atteindre 15 à 20 m, et ses formes jeunes sont souvent, en sous-bois, des rejets munis de racines adventives nombreuses émises par le tronc couché (voir aussi la fig. 26-c, p. 90). Ceci pourrait être le signe que les plants de cette espèce supportent mal, au-delà d'une certaine hauteur, les conditions sciaphiles et s'affaissent facilement. Les rejets qu'ils émettent pourront se développer si une trouée de lumière survient.

— Survie du jeune plant en sous-bois : les espèces du groupe (3) ont la possibilité de survivre, probablement longtemps, en milieu favorable à leur germination mais pas à leur croissance : ceci compense le handicap dû à la totale incapacité de dormance de la graine et à la faible durée de son pouvoir germinatif : la dormance a lieu au stade plantule, et non à celui de la graine. Cette stratégie est aussi celle d'autres arbres de la forêt dense, comme de nombreuses *Dipterocarpaceae* d'Asie du Sud-Est dont les graines sont viables pendant 3 semaines, alors que les plantules peuvent survivre 3 ans à l'ombre (G. MAURY, comm. pers.) ; en côte d'Ivoire, ALEXANDRE (1977) estime même à 40 ans l'âge des plants de 2 m de *Turraeanthus africana*.

2. Le comportement pionnier

Toutes les espèces des groupes (2) et (3) voient leur développement grandement favorisé par la brusque augmentation de l'éclairement et de la température. Leur qualité de pionniers viendrait de ce que, dans ces conditions héliophiles, leur vigueur nouvelle s'exprime par l'émission d'axes plagiotropes multiples, correspondant à la réalisation du modèle de TROLL. On précisera quel peut être leur rôle dans le recrû forestier et dans quelles conditions ils sont efficaces :

(a) Différentes études de la colonisation des milieux forestiers perturbés portent sur des espèces dont la germination est favorisée par l'éclairement fort et dont les graines, capables de dormance, sont présentes dans le sol forestier avant la friche (KEAY, 1960 ; GUEVARA & GOMEZ-POMPA, 1972 ; CHEKE *et al.*, 1979), à moins qu'elles ne possèdent un mode de dissémination favorisant leur accès rapide dans les zones perturbées (WHITMORE, 1975). Les *Inga*, dont la germination est sciaphile et qui sont présents dans le sous-bois à l'état de plantules ou de jeunes plants, constituent un exemple des espèces « classiquement considérées comme appartenant à la grande forêt, (...) germant sous forêt bien structurée, mais exigeant un apport d'énergie assez fort, sur chablis, pour réaliser l'expansion qui leur permet d'édifier une voûte » (OLDEMAN, 1974). SCHULZ (1960) avait décrit le comportement de l'Angélique (*Dicorynia guianensis*), dont le nombre de plantules en sous-bois est élevé, en montrant, pour cette espèce, « the strongly stimulating influence which illumination exercises on the increment ».

(b) L'efficacité des *Inga* en tant que pionniers est fonction de plusieurs critères :

Source : MNHN, Paris

— vigueur individuelle de chaque espèce : *I. edulis, I. alata, I. pezizifera, I. rubiginosa, I. acrocephala* sont particulièrement vigoureuses. Les pieds de ces espèces peuvent atteindre 4 à 5 m de hauteur en 1 an (chablis de l'Arataye), 7 à 13 m en 4 ans (abattis à Trois-Sauts, LESCURE, 1978). Ils se ramifient abondamment et produisent de grandes feuilles, assurant un bon recouvrement horizontal. *I. alba, I. marginata, I. stipularis*... ont un développement moins spectaculaire ;

— composition floristique du terrain, avant et après la coupe : en effet il semble que si les *Inga* participant aux recrûs appartiennent aux espèces les moins compétitives, ils seront concurrencés et éliminés par d'autres pionniers. D'autre part, dans les recrûs riches en *Inga*, ceux-ci rivalisent avec certaines autres espèces pionnières (Solanaceae, *Cordia, Laetia*...) mais les *Cecropia* sont rares, ou absents. Par contre, quand les *Cecropia* dominent (cf. exploitation forestière « ARBOCEL », piste de St-Elie ; MAURY, 1979 ; de FORESTA, 1981), ils surciment rapidement les *Inga* qui sont éliminés du recrû ;

— degré de destruction de la zone perturbée : la croissance des *Inga* est très lente au cours de la première phase orthotrope et ceci est incompatible avec la colonisation rapide du milieu telle que l'effectuent les pionniers véritables. Il faut donc supposer que seuls seront compétitifs dans l'occupation d'un milieu défriché les plants ayant déjà effectué, en sous-bois, les premiers stades lents du développement et pour lesquels l'apport soudain d'énergie lumineuse est l'occasion d'acquérir un comportement pionnier, et non d'être détruits, comme c'est le cas des espèces sciaphiles dans de telles conditions. On comprend alors que les *Inga* seront plus efficaces dans les chablis où la destruction n'est pas trop forte, ou dans les abattis imparfaitement défrichés, comme celui qu'a décrit HAXAIRE (1976) à Trois-Sauts. Par contre, dans les coupes « à blanc » comme celle d' « ARBOCEL » (voir ci-dessus) et dans les abattis fortement brûlés (cf. PRÉVOST, 1982), les *Inga* sont très tôt concurrencés, par les *Cecropia* par exemple.

Signalons enfin que les espèces qui entrent dans le groupe (2) sont la majorité des espèces forestières : elles adoptent soit le comportement des « nomades sciaphiles », soit celui des vrais pionniers, que VAN STEENIS (1956) qualifiait de « nomades héliophiles ».

III. DEVENIR DES *INGA* EN FORÊT : LEUR PLACE DANS LA SYLVIGENÈSE.

Dans la forêt secondaire de Cabassou (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981), la distribution des arbres par classes de diamètres, sur 8 ha, permet de déceler un comportement différent pour 3 espèces de *Inga* (fig. 36). La 4e espèce présente dans cette forêt, *I. capitata*, a fait l'objet de relevé sur 1 ha seulement et représente un 4e type de comportement. Cet exemple illustre notre hypothèse sur le comportement sylvigénétique des *Inga* forestiers, ébauchée à partir des observations et des comparaisons effectuées dans les différents sites étudiés. La fig. 37 représente 4 groupes d'espèces, intégrés dans un schéma du cycle sylvigénétique inspiré de celui de HALLÉ *et al.* (1978 : 377) (notons que la part d'hypothèse est importante en ce qui concerne la longévité des arbres).

a. — Dans le groupe a, se placent *I. thibaudiana, I. bracteosa*, pionniers stricts (= « nomades héliophiles »), participant à l'installation de la 1e strate arborescente, mais rapidement dominés par d'autres espèces, et qui meurent après avoir survécu plus ou moins longtemps en sous-bois. OLDEMAN (1974) classait dans ce groupe tous les *Inga* sans discrimination.

b. — Le groupe b compte le plus d'espèces : toutes celles qui sont pionnières et deviennent cependant, à l'âge adulte, des arbres de moyenne grandeur mais atteignant la voûte de la jeune forêt structurée. Ce sont notamment les espèces rencontrées en forêt de l'Arataye : *I. acrocephala, I. alata, I. bourgoni, I. edulis, I. marginata, I. pezizifera*. Pour elles sans doute (et aussi celles du groupe c, voir ci-dessous), de GRANVILLE (1977) a écrit, citant une autre opinion d'OLDEMAN : « *Dicorynia guianensis* et *I. bourgoni* sont, d'après OLDEMAN (comm. pers.), des espèces de stades avancés de la régénération de la forêt ; leur abondance n'a rien de surprenant lorsqu'on sait que la vieille forêt bien stratifiée (...)

Source : MNHN, Paris

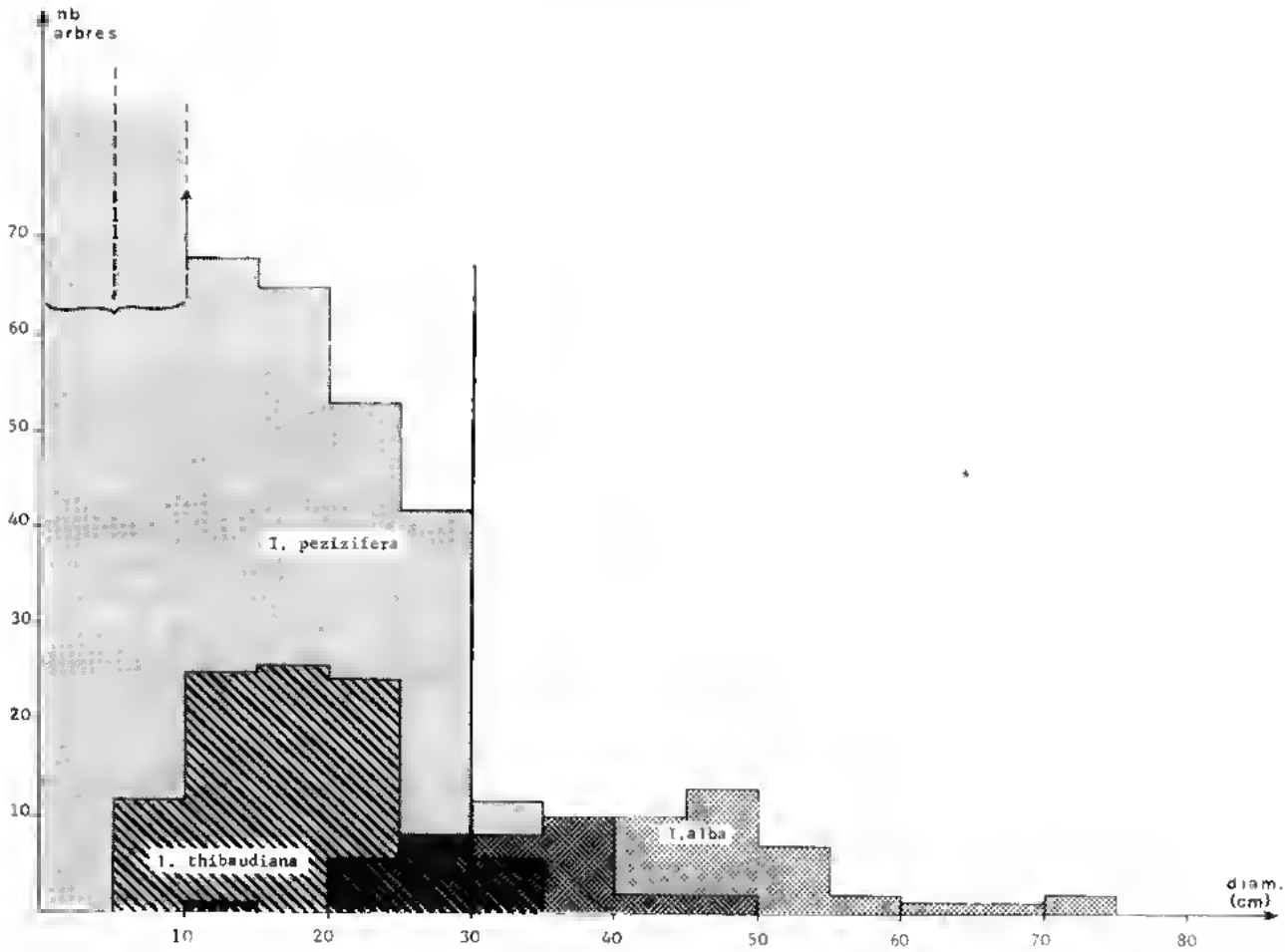


FIG. 36. — Distribution par classe de diamètre des *Inga* de trois espèces. (Cabassou, 8 ha, relevé équipe P. Charles-Dominique, 1978).

n'occupe que 5 à 10 % de la surface sur terrain horizontal (OLDEMAN, 1974) ». (En fait le « bougouni » (nom local créole) recouvre plusieurs espèces, parmi celles qui sont citées ci-dessus).

c. — Il est tentant de placer dans un groupe séparé (groupe c) les espèces qui, comme *I. alba, I. cinnamomea, I. paraensis, I. rubiginosa*, deviennent de grands arbres de la forêt bien structurée. Leur diamètre atteint 50-60 cm et leur hauteur 30-35 m. Ils appartiennent probablement à la catégorie des arbres qui, bien que pionniers, ont une durée de vie très longue et sont donc, à tous les stades de la sylvigenèse, des arbres dominants (ex. du *Goupia glabra*).

d. — Le groupe d rassemble les espèces non pionnières : la très commune *I. auristellae*, qui fructifie en sous-bois ; *I. capitata, I. huberi* et peut-être *I. disticha. I. stipularis* possède un comportement particulier : bien que sciaphile, il vit aussi parfois dans la végétation héliophile. Les espèces du groupe d seraient donc en forêt les composants, tardivement installés, des ensembles structuraux inférieurs, et pourraient indiquer un stade sylvigénétique évolué.

Source : MNHN, Paris

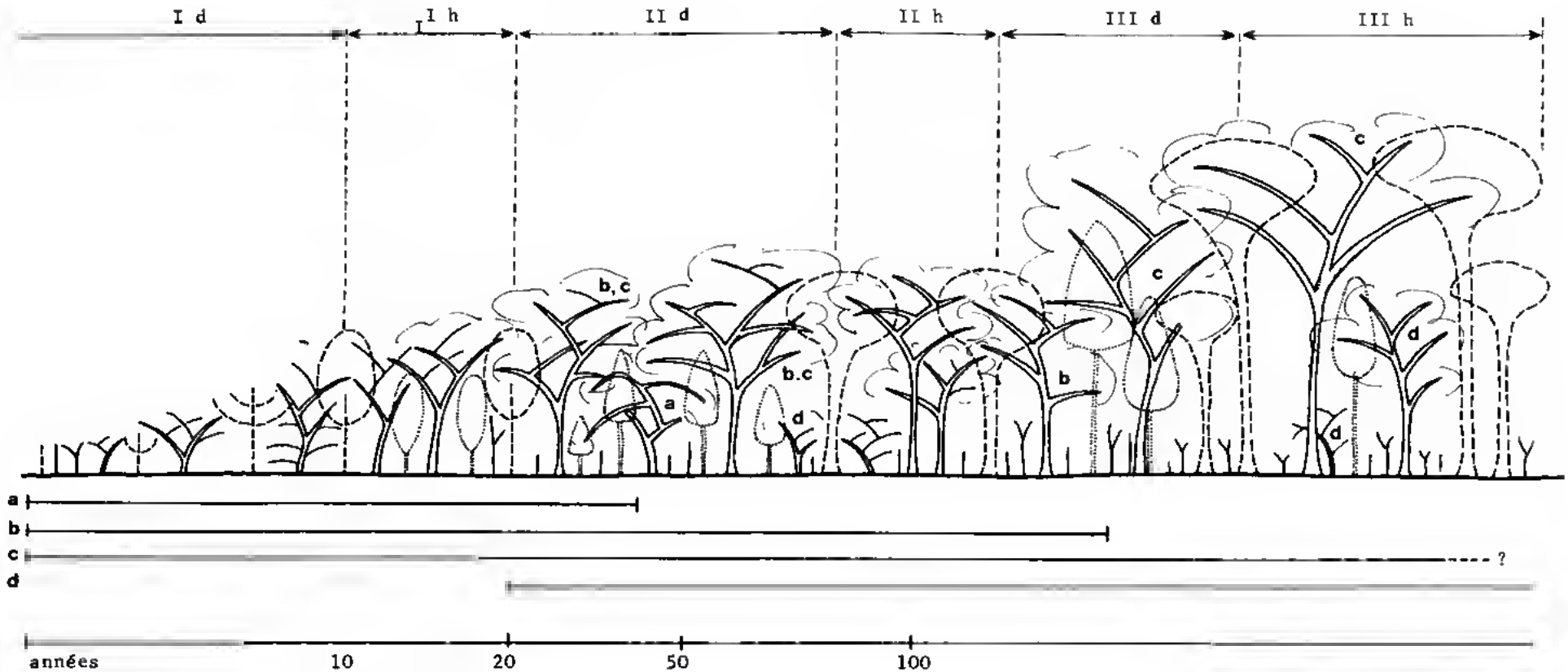


FIG. 37. — Hypothèse sur le rôle des *Inga* dans la sylvigenèse. Représentation schématique inspirée de HALLÉ, OLDEMAN, TOMLINSON 1978 : 377. Id, Ih, IId, etc., phases successives de la sylvigenèse (d : dynamique, h : homéostatique) d'après ces auteurs. Trait discontinu = repères des stades sylvigénétiques : arbres du présent (tireté) et d'avenir (pointillé). Trait plein = *Inga* des 4 groupes a, b, c, d, voir le texte.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

L'implantation des *Inga* forestiers s'effectue de façon variable selon les espèces, mais tous commencent leur développement de la même façon : dissémination zoochore et germination sciaphile.

En forêt, certaines espèces sont capables de régénérer à l'ombre de la voûte forestière, mais la plupart sont fortement favorisées par l'ouverture d'une trouée. Le développement est bloqué à un stade très jeune chez trois espèces, mais des données précises manquent pour établir si d'autres, dont on trouve en sous-bois les formes jeunes à des stades variés, atteignent, au cours de leur croissance en conditions sciaphiles, un stade qu'elles ne peuvent dépasser que si un chablis survient.

Parmi les quelque 35 espèces guyanaises, près du 1/3 peuvent être considérées comme participant aux premiers stades de la régénération de la forêt. Leur importance dans le recrû a été remarquée également au Panama (KENOYER, 1929, signale la présence de 8 à 10 espèces) et au Surinam (KATELAARS & BUDELMAN, 1976 ; BOERBOOM, 1974). La présence, quantitative et qualitative, des *Inga* dans une zone défrichée, aléatoire, dépend des plantules ou arbustes présents dans le sous-bois avant la friche. Leur efficacité, variable suivant les espèces, est plus importante dans les zones défrichées où la destruction n'est pas trop forte.

La réitération du modèle de TROLL étant peu visible, il est difficile de préciser si ces arbres sont, conformément à l'idée d'OLDEMAN, des nomades caractérisés entre autres par une réitération nulle ou faible. Mais on peut supposer que la souplesse de leur modèle architectural leur permet de s'adapter aux conditions microclimatiques verticales, en alternant phases orthotropes et plagiotropes pour se faufiler dans la voûte.

Les espèces des groupes b et c (fig. 37) correspondent aussi, dans la description de la reconstitution forestière de ASHTON *et al.* (1978), à un groupe intermédiaire entre les pionniers stricts et le stade évolué, qui tout en partageant la plupart des caractères biologiques des espèces pionnières, ont une durée de vie beaucoup plus longue. L'idée selon laquelle ces arbres, « avec leurs racines absorbantes profondes et peut-être une très active fixation d'azote, semblent jouer un rôle important dans le rétablissement de la fertilité du sol et du cycle des éléments minéraux », est intéressante s'il s'avère à l'avenir qu'une proportion importante des espèces de cette série sont des fixateurs d'azote, soit au niveau des feuilles, soit (Légumineuses) au niveau des racines.

Enfin, on pourrait s'attendre à ce que les espèces pionnières en forêt et les espèces de la végétation secondaire de la région côtière, également héliophiles, soient les mêmes. En fait, à quelques exceptions près, comme *I. pezizifera* et *I. thibaudiana*, la différence de composition floristique entre ces deux biotopes est nette. L'absence en forêt des espèces de la région côtière et de certaines ripicoles peut être due :

— à leur incapacité de germer dans les conditions du sous-bois, ce qui les empêche, au moment du défrichement, d'être présentes à l'état de plantules ;

— à des conditions édaphiques ou climatiques qui limitent leur répartition géographique à la région côtière ;

— à leur stricte exigence pour l'hydromorphie du sol, pour les espèces ripicoles ;

— à leur croissance trop lente, même au-delà des tout premiers stades pendant lesquels le développement semble marquer un temps d'arrêt chez la plupart des espèces. C'est sans doute le cas de *I. sertulifera* dont la croissance en serre s'est avérée particulièrement lente.

Une variété de comportements plus importante peut être attendue de la meilleure connaissance, à l'avenir, de toutes les espèces forestières qui restent mal décrites, notamment dans leurs formes juvéniles. De plus, beaucoup d'observations restent à faire avant que certaines espèces d'*Inga* puissent être utilisées comme « indicatrices » de l'état d'avancement d'une succession forestière.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

La présente étude du genre *Inga* en Guyane a suivi plusieurs orientations. Nous résumerons point par point les conclusions auxquelles elles nous ont conduite :

1. Homogénéité et originalité du genre.

En ce qui concerne la taxonomie, on ne peut qu'apporter de nouveaux éléments pour confirmer la remarquable homogénéité morphologique du genre *Inga* : différents auteurs l'ont déjà évoquée à travers les caractéres foliaires et floraux ; on peut maintenant y ajouter, au moins pour les espèces guyanaises :

— *les caractères des fruits*, toujours indéhiscents, et ceux des graines, auxquelles l'aspect comparable des embryons, mais surtout la présence d'une pulpe d'origine tégumentaire, conférent une struture constante ; ceci concorde avec les descriptions données par d'autres auteurs qui ont évoqué la « pulpe » ou l' « arille », ce qui suggère que cette particularité est commune á tout le genre ; c'est aussi son caractére le plus original, puisqu'on ne le retrouve ni chez les genres voisins ni dans la famille.

— *la morphologie des embryons et des plantules*, et notamment :

(1) la germination semi-hypogée, constante chez toutes les espéces oú elle est connue ;

(2) la phase initiale de croissance qui, en raison même de son caractére indifférencié, représente un stade intéressant pour l'étude des caractéres génériques. A de rares exceptions prés, les jeunes plantules ont des feuilles opposées à une seule paire de folioles, á stipules, glandes, etc., comparables, sinon identiques, d'une espéce à l'autre. Cette phase initiale correspond à un développement orthotrope et la phyllotaxie est spiralée. Par la suite, les différents caractéres végétatifs acquiérent progressivement leur aspect spécifique (nombre de paires de folioles, aspect du rachis, des stipules, des glandes), en même temps que s'effectue la transition vers la structure plagiotrope qui caractérise le modéle de Troll ;

(3) L'architecture végétative, autre élément de cette homogénéité : toutes les espéces observées sont des arbres du modéle de Troll.

L'étude morphologique des espéces guyanaises n'apporte donc aucun élément nouveau pour appuyer la classification de Bentham (1875), essentiellement fondée sur les caractéres floraux, ou pour la rejeter.

2. Interprétation phylogénique

Degré de spécialisation des *Inga*

Bien que les *Inga* aient conservé des caractéres primitifs, quelques arguments permettent de suggérer qu'ils représentent une lignée spécialisée de la tribu des *Ingeae*. Ces arguments sont fournis par :

(1) la structure des graines et la morphologie des feuilles unipennées, que l'on peut interpréter, en accord avec Corner (1954, 1976), comme des caractéres dérivés ;

Source : MNHN, Paris

(2) l'architecture végétative : la différenciation plagiotrope (modèle de TROLL), accompagnée de la phyllotaxie distique vraie est probablement dérivée de la structure orthotrope à phyllotaxie spiralée. S'il se confirme ultérieurement que l'ensemble du genre se développe de la même façon que les quelques espèces guyanaises étudiées, cela pourrait signifier que ces caractères spécialisés ont été acquis par la souche ancestrale du genre ;

(3) l'anatomie : les glandes foliaires présentent une complexité et une organisation qui révèlent un fort degré de spécialisation. La comparaison de ces organes chez différentes espèces du genre serait certainement d'un grand intérêt pour la taxonomie. Malheureusement, les genres voisins ne sont pas connus sous cet aspect.

Plutôt que des représentants du groupe ancestral des *Mimosoideae*, les *Inga* seraient donc, au contraire, un groupe spécialisé et bien adapté au milieu qui est le sien, la forêt humide. Sa très grande diversité spécifique est le signe de la réusite de cette adaptation. D'autres genres sont, bien sûr, aussi riches ou plus riches en espèces, mais peu le sont tout en conservant une telle homogénéité morphologique, géographique et écologique. *Inga* est resté un genre confiné aux milieux hygrophiles, tandis que la plupart des genres voisins (*Pithecellobium, Albizia, Calliandra, Lysiloma...*) ont des représentants adaptés à d'autres milieux.

Ainsi que l'a écrit STEBBINS (1974 : 159), même si « les régions climatiquement intermédiaires peuvent être considérées comme des laboratoires dans lesquels le plus grand nombre de complexes adaptatifs nouveaux de groupes végétaux sont apparus », cela « ne signifie pas cependant que la spéciation cesse lorsqu'un groupe devient pleinement adapté à des habitats hautement favorables. Beaucoup de grands genres, comme *Ficus, Miconia, Inga,* (...) apparaissent exclusivement dans de tels habitats ».

3. DONNÉES BIOGÉOGRAPHIQUES

Elles sont encore trop incertaines pour pouvoir constituer des arguments solides. Cependant, l'extension actuelle du genre au seul continent américain, sa diversité spécifique considérable malgré une grande homogénéité morphologique, l'absence d'espèces possédant une aire de distribution disjointe pourraient indiquer qu'il s'agit d'un genre dont la diversification est récente, et au moins postérieure à l'isolement de l'Amérique du Sud au début du Tertiaire.

4. ANALYSE DE LA DYNAMIQUE DE LA CROISSANCE

Aux premiers stades, elle permet de préciser les modalités de la différenciation plagiotrope, qui s'accompagne d'une modification de l'activité apicale de l'axe primaire, et chez certaines espèces de l'apparition de la croissance rythmique. Les deux caractéristiques de la plagiotropie, acquises indépendamment, sont :

— la phyllotaxie distique, qui n'existe pas lors de la germination et répond probablement à un déterminisme endogène ;

— la courbure plagiotrope dont l'orientation s'effectuerait dans un plan déterminé morphologiquement ; et dont la localisation sur l'axe primaire semble dépendre directement des conditions écologiques, qui déterminent la vigueur globale de la plante. En outre, la plagiotropie est parfois réversible, jamais la phyllotaxie distique.

Limitée, sur le plan morphologique, à l'exemple des *Inga*, une telle analyse de la construction du modèle de TROLL a seulement un intérêt descriptif. Ultérieurement, elle pourra s'intégrer dans une étude globale de ces mécanismes dans des taxons variés parmi les Légumineuses, et contribuer ainsi à la meilleure connaissance de ce modèle très complexe et hétérogène, et des différents degrés de spécialisation qu'il comporte.

Source : MNHN, Paris

Par contre, au point de vue écologique, elle est utile à l'interprétation du rôle du comportement des jeunes plants dans le cycle de la régénération de ces arbres, en forêt ou en milieu ouvert.

5. Écologie

L'analyse écologique des *Inga* guyanais montre que le nombre d'espèces ripicoles ne représente que la moitié du nombre total d'espèces, et surtout que la diversité spécifique en forêt est importante puisqu'une vingtaine d'espèces y habitent, soit plus de la moitié du nombre total pour la Guyane.

D'autre part, les observations effectuées concernent différentes étapes du cycle de la régénération naturelle et permettent d'en décrire les grandes lignes.

Les fruits indéhiscents produisent des graines couvertes d'une pulpe sucrée d'origine tégumentaire, qui remplit le double rôle :

— de tégument, en assurant la protection de l'embryon contre la dessiccation, pendant la fin de la maturation et jusqu'à ce que le fruit mûr soit ouvert,

— d'arille, puisque les Vertébrés arboricoles frugivores qui la consomment sont les agents de la dissémination des graines.

L'embryon qui atteint le sol, nu ou couvert de la partie interne (non pulpeuse) du tégument, est totalement dépourvu de dormance et la germination est immédiate. La germination à l'intérieur du fruit est accidentelle et correspond à un mécanisme de survie de l'embryon, lorsque l'ouverture du fruit n'a pas été effectuée.

La phase initiale du développement, morphologiquement indifférenciée, tant par les caractères végétatifs que par la structure orthotrope, s'effectue dans l'obscurité du sous-bois ; la croissance est lente, ou nulle pendant des laps de temps plus ou moins longs. Pendant cette phase, la plante semble pouvoir marquer le temps de latence dont la graine est dépourvue (= « dormance au stade plantule »).

Par la suite, le comportement des différentes espèces semble être essentiellement fonction de leur tolérance respective vis-à-vis des conditions d'éclairement. Certaines s'accommodent apparemment de l'ombre du sous-bois autant que de la pleine lumière d'un grand chablis ; mais elles adaptent alors leur mode de croissance à la quantité d'énergie dont elles disposent, ce qui se traduit, sur le plan architectural, par la réalisation des nombreuses variantes que permet la souplesse du modèle de Troll : en sous-bois la phase orthotrope est prolongée, tandis qu'en chablis, la brusque augmentation de l'énergie disponible provoque l'émission précoce de réitérations multiples masquant le modèle initial. Une stratégie de ce type représente une des possibilités d'adaptations liées à l'architecture. Pour les espèces de sous-bois, le modèle de Troll peut au contraire être interprété comme adapté à un milieu où l'énergie lumineuse, très faible, est captée efficacement par les feuilles distiques d'axes plagiotropes. Chez certaines espèces, les jeunes plants qui, brusquement mis en présence d'une forte intensité lumineuse, sont capables de réaliser une croissance vigoureuse, jouent alors le rôle de pionniers en participant, avec les autres espèces pionnières, au recouvrement rapide de la surface perturbée.

Les données expérimentales manquent encore pour savoir si la phase initiale orthotrope à croissance lente exige vraiment l'obscurité du sous-bois : quelques espèces au moins, de végétation rudérale, sont sans doute capables de pousser d'emblée en pleine lumière. En revanche il semble que, chez les espèces forestières, le comportement pionnier ne puisse s'exprimer que lorsque les plantules ont dépassé la phase de croissance initiale lente : avant ce stade, elles pourraient être incapables, physiologiquement, de profiter de l'augmentation de l'énergie lumineuse, et donc d'entrer en compétition avec les pionniers véritables.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ALEXANDRE (D. Y.), 1977. — Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de Côte d'Ivoire : *Turraeanthus africana* Pellegr. *Oecologia plantarum* 12 (3) : 241-262.

ASHTON (P.) *et al.*, 1979. — La forêt naturelle : biologie, régénération, croissance. *In* : Ecosystèmes forestiers tropicaux. Rapport UNESCO/P.N.U.E./FAO, chap. 8.

AUBLET (F.), 1775. — Histoire des plantes de la Guiane françoise, 4 tomes, Paris.

BARETTA-KUIPERS (T.), 1973. — Some aspects of wood-anatomical research in the genus *Inga (Mimosaceae)* from the Guyanas and especially Suriname. *Acta Bot. Neerl.* 22 (3) : 193-205.

BENTHAM (G.), 1875. — Revision of the suborder *Mimoseae*. *Trans. Linn. Soc. Lond.* 30 : 335-664, 4 pl.

BENTHAM (G.), 1876. — *Mimoseae*. *In* : Martius, *Flora Brasiliensis*, XV (2), *Leguminosae* III : 260-502.

BOERBOOM (J. H. A.), 1974. — Succession studies in the humid tropical lowlands of Surinam. *Proc. First Intern. Congr. Ecology* (The Hague) : 349-357.

BORZI (A.), 1903. — Biologia dei semi di alcuni specie d'*Inga*. *Atti Rendic. Accad. Lincei* 12 : 131-140.

BRITTON (N. L.) & ROSE (J. N.), 1928. — *Mimosaceae*. *N. Amer. Fl.*, 23 : 2-16, New York Bot. Gard.

BRITTON (N. L.) & KILLIP (E. P.), 1936. — *Mimosaceae* and *Caesalpiniaceae* of Colombia. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 35 : 110-124.

CANDOLLE (A. P. de), 1825. — *Leguminosae*. *In* : *Prodr. Syst. Natur.* 2 : 93-524.

CAVALCANTE (P. B.), 1972-1976. — Frutas comestiveis da Amazonia. *In* : *Public. avulsas Mus. Goeldi*, Belém, Para, n° 17 (1e éd., 1972) ; n° 27 (2e éd., 1974) ; 3e éd., 1976.

CHARLES-DOMINIQUE (P.) ATRAMENTOWICZ (M.), CHARLES-DOMINIQUE (M.), GÉRARD (H.), HLADIK (C. M.) & PRÉVOST (M. F.), 1981. — La coévolution entre les Mammifères frugivores arboricoles nocturnes et les végétaux en forêt guyanaise. *La Terre et la Vie*, 35 : 341-435.

CHEKE (A. S.), NANAKORN (W.) & YANKOSES (C.), 1979. — Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in northern Thailand. *Biotropica* 11 (2) : 88-95, 5 tabl., 1 fig.

CORNER (E. J. H.), 1949. — The Durian theory or the origin of the modern tree. *Ann. Bot., N. S.*, 14 (52) : 367-414.

CORNER (E. J. H.), 1954. — The Durian theory extended. II. The arillate fruit and the compound leaf. *Phytomorph.* 4 : 152-165.

CORNER (E. J. H.), 1976. — *Seeds of Dicotyledons*. Cambridge Univ. Press, 2 vol.

CROAT (E.) *et al.*, 1978. — Flora of Barro Colorado Island. Standford Univ. Press, Standford, Calif., 943 p.

DUCKE (A.), 1925. — As Leguminosas do Estado do Pará. *Arch. Jard. Bot. Rio* IV : 211-341.

DUCKE (A.), 1922-1933. — Plantes nouvelles ou peu connues de la région amazonienne (5 séries). *Arch. Jard. Bot. Rio* 3 : 1-270, 1922 (sér. 2) ; 4 : 1-205, 1925 (sér. 3) ; 6 : 1-115, 1933 (sér. 5).

DUKE (J. A.), 1969. — On tropical tree seedlings. 1. Seeds, seedling systems and systematics. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 56 : 125-161.

ELIAS (T. S.), 1972. — Anatomy and morphology of foliar nectaries of *Pithecellobium macradenium*. *Bot. Gaz.* 133 (1) : 38-42.

ELIAS (T. S.), 1974. — The genera of *Mimosaceae (Leguminosae)* in the South Eastern United States. *J. Arn. Arbor.* 55 (1) : 67-118.

Source : MNHN, Paris

ELIAS (T. S.), 1981. — *Mimosoideae. In* : R. M. Polhill & P. H. Raven eds., Advances in legume systematics : 143-152.

FORESTA (H. de), 1981. — Premier temps de la régénération naturelle après exploitation papetière en forêt tropicale humide, Arbocel, Guyane française. Thèse 3e cycle, USTL, Montpellier, 124 p.

GOLDBLATT (P.), 1981. — Cytology and the phylogeny of Leguminosae. *In* : R. M. Polhill & P. M. Raven eds., Advances in legume systematics : 427-463.

GUEVARA (S.) & GOMEZ-POMPA (A.), 1976. — Determinación del contenido de semillas en muestras de suelo superficial de un selva tropical de Vera Cruz, Mexico. *In* : Gomez-Pompa (A.) *et al.*, eds., 1976, Investigaciones sobre la regeneratiòn de selvas altas en Vera Cruz, Mexico : 203-232.

GRANVILLE (J. J. de), 1976. — Notes guyanaises : quelques forêts sur le Grand Inini. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Biol., XI (1) : 23-34.

GRANVILLE (J.-J. de), 1978. — Recherches sur la flore et la végétation guyanaises. Thèse, U.S.T.L. Montpellier, 272 p.

GUINET (Ph.), 1969. — Les Mimosacées. Etudes de palynologie fondamentale. Corrélations, évolution. *Trav. Sect. Sci., Tech. Inst. Fr. Pondichery* 9 : 1-293.

GUINET (Ph.), 1981. — *Mimosoideae* : the characters of their pollen grains. *In* : R. M. Polhill & P. H. Raven eds., Advances in legume systematics : 835-857.

HAFFER (J.), 1979. — Aspects of neotropical bird speciation during the Cenezoic. *In* : G. Nelson & D. E. Rosen, eds., *Vicariance Biogeography : a critique*, 9 : 371-394.

HALLÉ (F.) et OLDEMAN (R. A. A.), 1970. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. *Monogr. Bot. et Bio. Vég.* 6, 178 p., Masson, Paris.

HALLÉ (F.), OLDEMAN (R. A. A.) & TOMLINSON (P. B.), 1978. — Tropical trees and forests : an architectural analysis. Springer Verlag, 440 p.

HAXAIRE (C.), 1976. — Etude d'un « abattis » chez les Indiens wayapi (Guyane Française). D.E.A., U.S.T.L., Montpellier, 57 p. + illustr.

HLADIK (A.) & HLADIK (C. M.), 1969. — Rapports trophiques entre végètation et primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). *La Terre et la Vie* 1 : 25-117, 32 fig., 5 tabl., Paris.

KAHN (F.), 1978. — Architecture et dynamique spatiale racinaires chez les plantes ligneuses des zones forestières tropicales humides. Symposium CNRF-IUFRO Nancy 11-15 sept. 1978.

KEAY (R. W. J.), 1960. — Seeds in forest soils. *Nigerian Forest Inf. Bull.* (N. S.) 4 : 2 p.

KENOYER (L. A.), 1929. — General and successional ecology of the lower tropical rain forest of Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 10 : 201-222.

KLEINHOONTE (A.), 1940. — Mimosaceae. *In* : Pulle, Flora of Suriname, 2(2) : 258-331 (*Kon. Ver. Kolon. Inst. Amsterdam Mededel.* 30).

KOPTUR (S.), 1983. — Flowering phenology and floral biology of *Inga* (Fabaceae : Mimosaceae). *Syst. Bot.* 8(4) : 354-368.

KOSTERMANS (A. J. G. H.), 1954. — A monograph of the asiatic, malaysian, australian and pacific species of Mimosaceae, formerly included in *Pithecolobium* Mart. *Bull. Organ. Scient. Res. Indonesia* 20 : 1-122, 49 fig.

KUNTZE (O.), 1893. — *Feuilleea. In* : *Revisio generum plantarum* 3 (2) : 182-186.

LEÓN (J.), 1966. — Central American and West Indian species of *Inga* (*Leguminosae*). *Ann. Miss. Bot. Gard.* 53 (3) : 265-359.

LE ROUX (P.), 1980. — Contribution à l'étude structurale et ontogénique des glandes foliaires d'*Inga edulis* Mart. DEA, Université P. & M. Curie, 41 p. + 57 fig.

LESCURE (J. P.), 1978. — An architectural study of the vegetation's regeneration in French Guiana. *Vegetatio* 37 (1) : 53-60.

LEWIS (G. P.), 1979. — A preliminary checklist of the *Leguminosae* of Bahia. *Publ. Royal Bot. Gard. Kew*, 121 p.

LINNÉ (C.), 1735. — *Systema naturae*. Lugduni Batavorum.

LINNÉ (C.), 1737. — *Hortus cliffortianus*, Amsterdam, 502 p.

LINNÉ (C.), 1753. — *Species plantarum*, 516 p.

Source : MNHN, Paris

MACBRIDE (F.), 1943. — *Leguminosae. In* : Flora of Peru, *Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser.*, 113, pt. 3 (1) : 507 p.

MAIXNER (A. E.) & FERREIRA (L. A.), 1978. — Contribuçao as estudo das essências florestais e frutiferas nativas no estada do Rio Grande do Sul. *Trigo e soja* 28 : 3-27.

MARCGRAVIUS, 1648. — Hist. Flora Bras., 111.

MAURY (G.), 1979. — Plantules et régénération forestière en Guyane française : premières constatations sur une coupe à blanc de 25 ha. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 126, Actual. Bot. 3 : 165-171.

MAURY (G.) & PONCY (O.), 1985. — Dynamique forestière sur 6 ha de forêt dense humide de Guyane française, à partir de quelques espèces de forêt primaire et de cicatrisation. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, N.S., A, Zool., T. 132, « Vertébrés et forêts tropicales humides d'Afrique et d'Amérique ».

MENSBRUGE (G. de La), 1966. — La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de Côte d'Ivoire. *C.T.F.T.* Nogent/Marne.

MILLER, 1754. — Gard. Dict. Abridg., Ed. 4.

MOLHENBROCK (R. H.), 1963. — Reorganisation of genera within tribe *Ingeae* of the Mimosoid *Leguminosae. Reinwardtia* 6 (4) : 429-442.

MOUTON (J. A.), 1970. — Architecture de la nervation foliaire. *C.r. 92e Congr. nat. Soc. sav.* (Strasbourg & Colmar, 1967), Sect. Sc., 3 : 165-176.

NG (F. S. P.), 1978. — Strategies of establishment in Malayan forest trees. *In* : TOMLINSON (P. B.) & ZIMMERMANN (M. H.) eds. : Tropical trees as living systems, New York, Cambridge Univ. Press, Ch. 5 : 129-162.

NIELSEN (I.), 1979. — Notes on the genera *Archidendron* F. V. Mueller and *Pithecellobium* Martius in Mainland S. E. Asia. *Adansonia* 19 (1) : 3-37, 5 fig., 2 pl.

NIELSEN (I.), 1980. — Notes on Indo-Chinese Mimosaceae. *Adansonia* sér. 3, 19 (3) : 339-363.

NIELSEN (I.), 1981. — Tribe 5. Ingeae. *In* : R. M. Polhill & P. H. Raven eds., Advances in legume systematics : 173-190.

NIELSEN (I.), GUINET (Ph.) & BARETTA-KUIPERS (T.), 1983-84. — Studies on the Malesian, Australian & Pacific Ingeae (Leguminosae-Mimosoideae) : the genera *Archidendropsis, Wallaceodendron, Paraserianthes, Pararchidendron* and *Serianthes. Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris. Part. 1 : 4e sér., 5, sect. B, *Adansonia*, n° 3 : 303-329 ; part. 11 : 4e sér., 5, sect. B, *Adansonia*, n° 4 : 335-360 ; part. 111 : 4e sér., 6, sect. B, *Adansonia* n° 1 : 79-111.

OLDEMAN (R. A. A.), 1974. — Ecotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. *La Terre et La Vie* 28 : 487-520.

PITTIER (H.), 1916. — A preliminary revision of the genus *Inga. Contr. U. S. nat. Herb., Smithsonian Inst.* 18 : 173-228, 25 pl.

PITTIER (H.), 1929. — The middle american species of the genus *Inga*. The insular experimental station. *Journ. Dept. Agric. Porto Rico* 13 (4) : 116-176.

PLUMIER (P. Ch.), 1703. — *Nova Plantarum Americanarum Genera.* 13, t. 19, 1 vol.

PONCY (O.), 1984. — Graines, germinations et plantules dans le genre *Inga* (Legumineuses, Mimosoideae) : étude morphologique chez quelques espèces de Guyane française. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse* 120 : 35-42, 11 fig., 1 pl., 1 tabl.

PRANCE (G. T.), 1978. — The origin and evolution of the Amazon flora. *Intersciencia* 3 (4) : 207-222.

PRÉVOST (M. F.), 1982. — Comportement de *Cecropia obtusa* et de *Cecropia sciadophylla* dans les premiers stades de la régénération forestière, Piste de St Elie, en Guyane. *Bull. ECEREX* 6 : 232-250.

ROLLET (B.), 1974. — L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine. *Mém. C.T.F.T.* 298 p., 35 fig., 8 pl., 155 tabl., annexes, Nogent/Marne.

SCOPOLI (J. A.), 1777. — Introductio ad historiam naturalem. Prague, 506 p.

SCHULZ (J. P.), 1960. — Ecological studies on rain forest in Northern Suriname. *Mededel. Bot. Mus. Herb. Rijksuniv. Utrecht*, 163, 267 p., 70 fig., 21 tabl., Amsterdam.

SILBERBAUER-GOTTSBERGER (I.) & GOTTSBERGER (G.), 1975. — Über sphingophile Angiospermen Brasiliens. *Plant Syst. Evol.* 123 : 157-184.

Source : MNHN, Paris

STEBBINS (G. L.), 1974. — Flowering plants. Evolution above the species level. The Belknap Press, Harvard Univ. Press, Cambridge, 399 p.

STANDLEY (P. C.) & STEYERMARK (J. A.), 1946. — *Leguminosae, in* Flora of Guatemala. *Fieldiana, Bot.* 24 : 1-88 (*Mimosoideae*).

VAN DER PIJL (L.), 1955. — Sarcotesta, aril, pulpa and the evolution of the Angiosperm fruit. I. ; II. *Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Amsterdam*, ser. C, 58 : 154-161 et 307-312.

VAN STEENIS (C. G.), 1956. — Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types : the biological nomad theory. *UNESCO, Act. Coll. Kandy* : 212-218.

VASSAL (J.), 1969-1972. — Apport des recherches ontogéniques et séminologiques à l'étude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre *Acacia. Travaux Labo. Forest. Toulouse*, T. I, vol. VIII.

VIEILLESCAZES (A.), 1979. — Production de litière en forêt guyanaise. DEA, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 37 p.

VOGEL (St.), 1969. — Chiropterophilie in der neotropischen Flora. *Neue Mitteilungen* I u. II. *Flora*, Abt. B, 157 : 562-602.

WHITMORE (T. C.), 1975. — Tropical rain forest of the Far East. Oxford, Clarendon Press, 278 p. (+ 550 réf. biblio.).

WILLDENOW (C. L.), 1806. — *Inga. In : Species plantarum* IV (2) : 1004-1027.

WINKLER (V.), 1907. — Beiträge zur Morphologie und Biologie der tropischer Blüten und Früchte. *Bot. Jahrb.* 38 : 233-271.

WOODSON (R. E.) & SCHERY (R. W.), 1950. — *Leguminosae. In* : Flora of Panama V (2). *Ann. Miss. Bot. Gard.* 37 : 184-314.

distribué le 29 novembre 1985

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I. — 1, *Inga meissneriana*, rameau plagiotrope et inflorescence (× 1/3) ; Fl. Approuague, déc. 1978 (cliché C. Sastre) ; 2, *Inga nobilis*, rameau plagiotrope avec inflorescences dressées et fruit immature (× 1/3) ; Riv. Arataye, nov. 1978 ; 3, *Inga ingoides*, fruit mûr (× 1/3) ; Tonate, déc. 1978.

Source : MNHN, Paris

1

2

3

I

Source : MNHN, Paris

PLANCHE II. — **1, 2,** feuilles juvéniles et glandes foliaires de l'arbre adulte chez *Inga thibaudiana* (**1**) et *I. pezizifera* (**2**) (× 2/3) ; **3,** branche plagiotrope de *Inga thibaudiana* (× 1/7). Route Cayenne — St-Laurent, Saut-Sabbat, déc. 1978.

Source : MNHN, Paris

1

2

3

Source : MNHN, Paris

PLANCHE III. — 1, *Inga auristellae*, base du tronc ramifiée et anastomoses racinaires (un seul individu) ; sous-bois près de la rivière Arataye, oct. 1978 ; 2, *Inga pezizifera*, exemplaire jeune, orthotrope et à phyllotaxie spiralée, de 1 m de hauteur, dans un abattis de 1 an ; Sinnamary, Piste de St-Elie, abattis expérimental ORSTOM, déc. 1978 ; 3, 4, *Inga meissneriana*, arbre ripicole de 10 m de haut environ, Fl. Approuague, déc. 1978 (cliché C. Sastre).

Source : MNHN, Paris

3

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV. — Fruits. 1, 2, *Inga sertulifera*, vues externe (**1**) et interne (**2**), × 1/2, Riv. Arataye, oct. 1978 ; 3, *I. leiocalycina*, gousses trouvées au sol, × 1/2, forêt de l'Arataye, oct. 1978 ; 4, *I. nobilis*, détail du fruit montrant le tégument pulpeux, le funicule et les graines immatures (échelle = 1 cm), Riv. Arataye, oct. 1978 ; 5, *Inga cinnamomea*, vues externe et interne ; les cotylédons (c) sont visibles sous le tégument pulpeux déchiré ; fruits commercialisés (A. Lourteig, marché de Belém/Para, Brésil, 1978), échelle = 1 cm ; 6, *I. stipularis*, vues de face et de profil ; Sinnamary, piste de St-Elie, récolte H. Puig, juin 1979 (échelle = 1 cm).

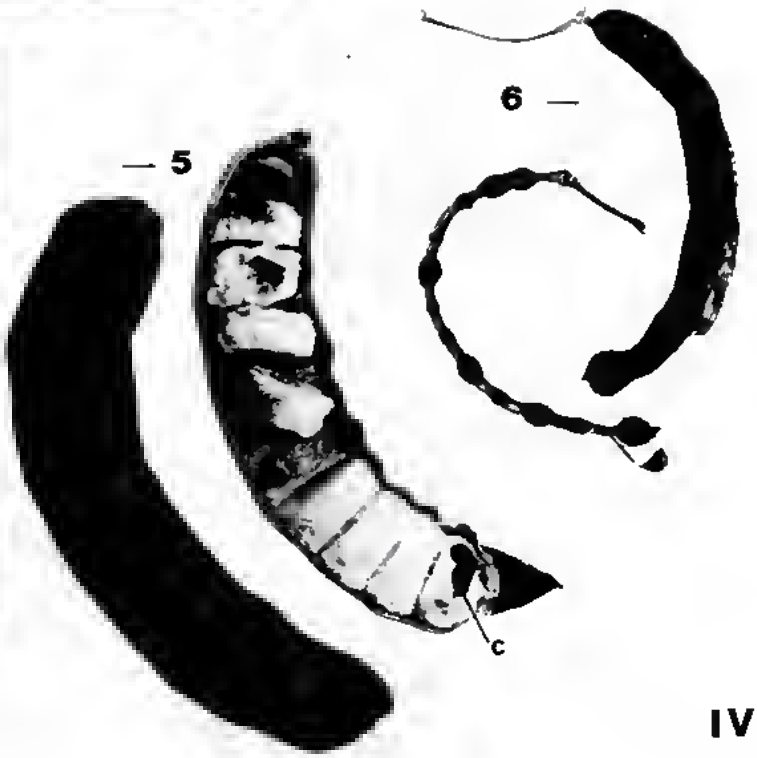
Source : MNHN, Paris

1

2

3

4



IV

Source : MNHN, Paris

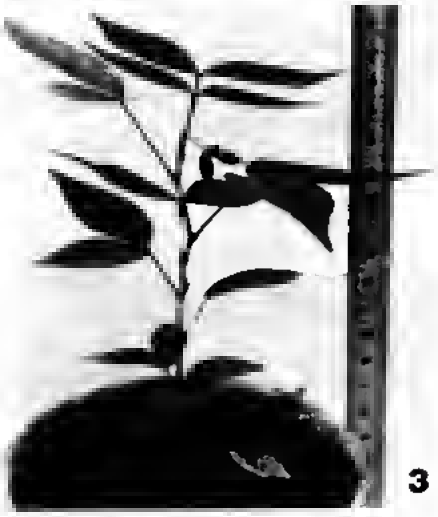
PLANCHE V. — Jeunes plants cultivés en serre. **1**, *Inga* cf. *disticha* (4 mois, sept. 80) ; **2**, *I. alata* (10 mois, sept. 1979) ; **3**, *I. alba* (9 mois, juin 1980) ; **4**, *I. fanchoniana* (2 mois, août 1980) ; **5**, *I. cayennensis* (4 mois, oct. 1979) ; **6**, *I. splendens* (10 mois, sept. 1979) ; **7**, *I. sertulifera* (10 mois, déc. 1978). [Références de récoltes et d'herbiers : voir Poncy 1984, tabl. 1].

Source : MNHN, Paris

1

2

3cm

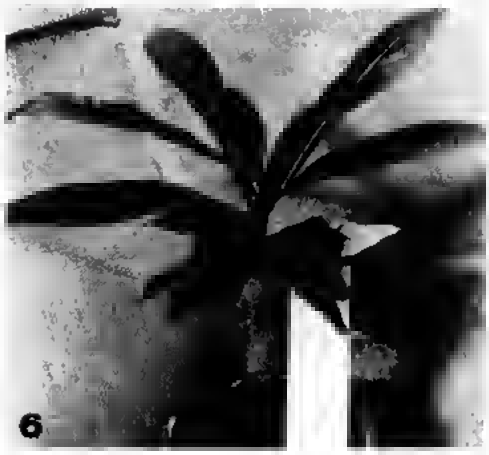


3

4

3cm

5



6

3cm

7

V

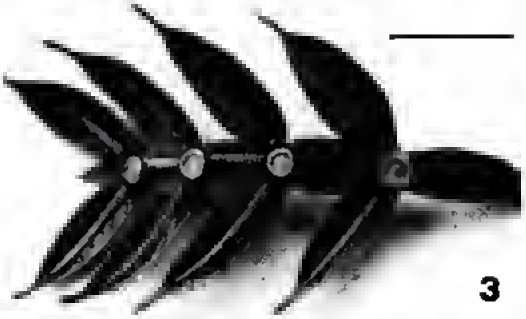
Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI. — Jeunes plants : feuilles juvéniles et glandes foliaires (échelle = 1 cm). **1** à **4**, *Inga ingoides* : **1**, feuille 3 de l'axe primaire (1-juguée) ; **2**, feuilles juvéniles à l'extrémité de l'axe 1, au niveau de la 20e feuille ; **3**, **4**, aspect des glandes sur une feuille 4-juguée d'ordre 20-25 sur l'axe 1 (**3**, feuille juvénile ; **4**, feuille adulte) ; **5** et **6**, *Inga edulis* : **5**, extrémité de l'axe montrant les jeunes feuilles et les glandes « en boutonnière » ; **6**, feuille bicolore (nervures vertes ; limbe intersticiel gris bleuté argenté).

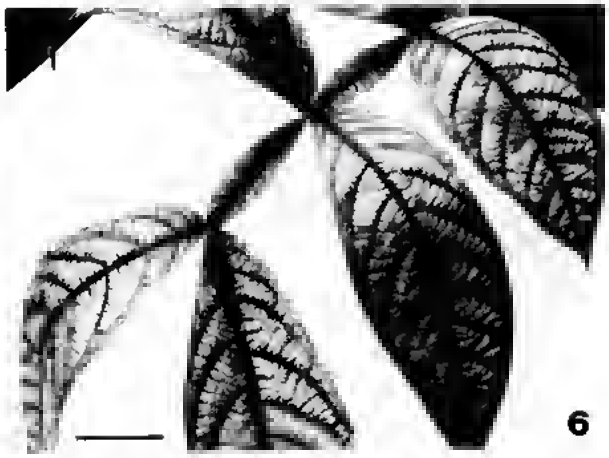
Source : MNHN, Paris

1

2



3

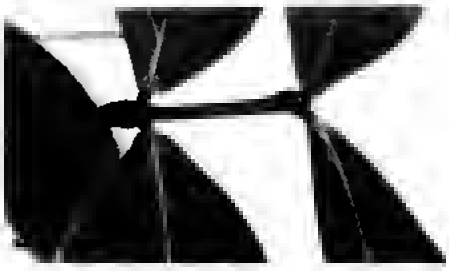


6

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII. — Jeunes plants : feuilles juvéniles et glandes foliaires (échelle = 1 cm). **1, 2,** *Inga splendens*, plantule de 1 an : **1,** axe I avec 7e feuille juvénile ; la flèche indique la 1e feuille de l'axe II ; **2,** détail de la feuille 6 de l'axe I ; **3,** *I. alba*, 5e feuille de l'axe I ; **4,** *I. cayennensis*, axe I d'un plant de 18 mois, vu de dessus, 16e feuille juvénile (6-juguée) ; **5,** *I. cinnamomea*, 10e feuille de l'axe I ; **6,** *I. alata*, 10e feuille de l'axe I ; **7,** *I. pezizifera*, axe I de la plantule de 1 an, vu de dessus, 8e feuille juvénile.

Source : MNHN, Paris



VII

Source : MNHN, Paris

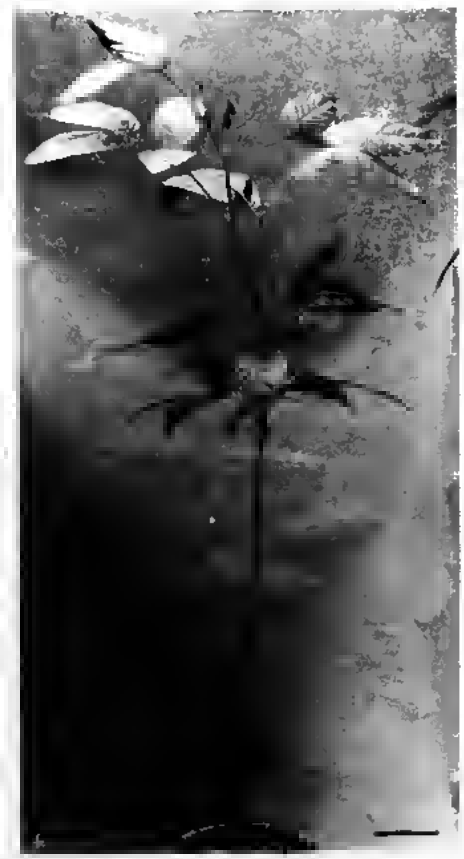
PLANCHE VIII. — L'axe primaire orthotrope (échelle = 10 cm). **1**, *Inga edulis*, axe I + axe II orthotrope « précoce », axillé par la 3e feuille de l'axe I ; **2**, *I. pilosula*, plant de 70 cm, la plus jeune feuille est la 15e ; **3**, *I. ingoides*, plant de 120 cm, la plus jeune feuille est la 21e ; **4**, *I. cinnamomea*, jeune plant de 110 cm, la plus jeune feuille est la 18e.

Source : MNHN, Paris

1

2

3



VIII

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX. — **Phyllotaxie distique et flexion alternative des entrenœuds (échelle = 1 cm). 1, 2, *Inga sertulifera*, espèce à croissance rythmique, extrémité de l'axe primaire (plant de 2 ans, hauteur 80 cm) ; 3, *I. fagifolia*, espèce à croissance rythmique, extrémité de l'axe primaire (plant de 2 ans, hauteur 180 cm), jeunes feuilles formant une U. C. ; 4, *I. thibaudiana*, espèce à croissance continue, extrémité de l'axe primaire (stade 12-15e feuilles).**

Source : MNHN, Paris

XI

1

2

3

4

Source : MNHN, Paris

PLANCHE X. — Distichie, plagiotropie et ramification. **1**, *Inga thibaudiana*, disposition foliaire distique du plant monocaule ; **2**, *I. cayennensis*, développement sylleptique de l'axe praimaire et de deux axes latéraux ; **3**, **4**, *I. pilosula* : **3**, courbure brutale de l'axe I au niveau de l'entrenœud (**x**) ; **4**, un mois plus tard, avec apport nutritif important, redressement de l'axe I et émission d'axes II.

Source : MNHN, Paris

X

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XI. — Plagiotropie et ramification chez *Inga edulis*. **1**, plant de 1 m, axe I plagiotrope dans sa partie distale, axes II plagiotropes à développement légèrement retardé ; **2**, plant de 2,80 m ; conservation de l'orthotropie de l'axe I et redressement de l'axe II supérieur (A II).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Dépôt légal : Novembre 1985.

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 011 T 62

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Série B, Botanique

Derniers volumes parus :

T. 29 — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon. Morphologie et lutives, par Monique KEDDAM-MALPLANCHE. 1985.

T. 30 — Monographie des Apocynacées — Tabernaemontanoïdées américaines, par Lucile

Source : MNHN, Paris

17 DEC. 1985

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Adansonia. Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.

Alexanor. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.

Alytes. Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Amphibiens), 25, rue Cuvier, 75005 Paris.

Annales de Paléontologie (Vertébrés et Invertébrés). Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annales de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Annuaire des Arachnalogistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annuaire des Myriapodologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).

Bulletin d'Écologie. Laboratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Bulletin de Liaison des Musées d'Histoire naturelle. Inspection générale des Musées d'Histoire naturelle de Province, Service national de Muséologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Bulletin de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Bulletin de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Cahiers des Naturalistes. Laboratoire de Zoologie (Vers), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

Cahiers de Paléontologie. Laboratoire de Paléontologie.

Cryptogamie (Mycologie, Algologie, Bryologie et Lichénologie). Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.

Cybium. Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Entomologiste (L'). Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de Madagascar. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore du Cameroun. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore au Gabon. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore de Madagascar et des Comores. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances. Laboratoire de Phanérogamie.

Index Seminum. Service des Cultures, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.

Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique appliquée. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Etbnozoologie.

Mammalia. Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Objets et Mondes. Laboratoire d'Etbnologie. Musée de l'Homme, Palais de Chaillot, place du Trocadéro, 75116 Paris.

Revue d'Écologie et Biologie du Sol. Laboratoire d'Écologie générale.

Revue française d'Entomologie. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Revue internationale Acarologia. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).

Revue de Nématologie. Laboratoire de Zoologie (Vers).

Source : MNHN, Paris